

Введеніе

ВЪ

Систематику цвѣтковыхъ растеній.

По лекціямъ, читаннымъ въ Императорскомъ
Юрьевскомъ Университетѣ.

Н. И. Кузнецова,

Профессора Императорскаго Юрьевскаго Университета
Члена - Корреспондента Императорской Академіи Наукъ



Пособіе для слушателей и слушательницъ высшихъ
учебныхъ заведеній и для самообразованія.

Съ 610 рисунками въ текстѣ.

Юрьевъ.

Типографія К. Маттисена.

1914.

Глубокоуважаемому

Ивану Марфеньевичу

Бородину

трудъ этотъ

посвящаетъ

авторъ.

Оглавленіе.

	Стр.
Отъ автора	VII
Лекція 1-ая. Основы естественной системы растительнаго царства .	1
Лекція 2-ая. Переходъ отъ тайнобрачныхъ къ явнобрачнымъ: жен- ское половое поколѣніе	21
Лекція 3-ья. Переходъ отъ тайнобрачныхъ къ явнобрачнымъ: муж- ское половое поколѣніе	46
Лекція 4-ая. Переходъ отъ тайнобрачныхъ къ явнобрачнымъ: без- полое поколѣніе	59
Лекція 5-ая. Филогенетическое родство и происхожденіе важнѣйшихъ группъ архегоніатныхъ и покрытосѣменныхъ растений . . .	81
Лекція 6-ая. Основные принципы филогеніи покрытосѣменныхъ ра- стений и связь ихъ съ растениями голосѣменными	104
Лекція 7-ая. Казуарины — <i>Casuarinaceae</i>	128
Лекція 8-ая. Эфедра, вельвичія и гнетумъ — <i>Gnetales</i>	149
Лекція 9-ая. Перечноцвѣтныя — <i>Piperales</i>	175
Лекція 10-ая. Ивоцвѣтныя — <i>Salicales</i>	191
Лекція 11-ая. Болотная мирта, грецкій орѣхъ и родственные имъ типы — <i>Myricales</i> , <i>Juglandales</i> , <i>Julianiales</i> и <i>Balanopsidales</i> . .	205
Лекція 12-ая. Букоцвѣтныя — <i>Fagales</i>	228
Лекція 13-ая. Кропивоцвѣтныя — <i>Urticales</i>	258
Лекція 14-ая. Гречининоцвѣтныя — <i>Polygonales</i>	286
Лекція 15-ая. Лебеда, гвоздика и родственные имъ типы — <i>Centro- spermae</i>	311
Лекція 16-ая. Филогенетическая связь простѣйшихъ покрытосѣмен- ныхъ растений (<i>Monochlamydeae</i>) съ голосѣменными и посте- пенная эволюція среди <i>Monochlamydeae</i>	351
Лекція 17-ая. Теорія Веттштейна о происхожденіи цвѣтка покрыто- сѣменныхъ или антофитныхъ растений	374

	Стр.
Лекція 18-ая. Многоплодниковыя — <i>Polycarpicae</i>	390
Лекція 19-ая. Аноноцвѣтныя — <i>Anonales</i>	403
Лекція 20-ая. Лютикоцвѣтныя — <i>Ranales</i>	432
Лекція 21-ая. Макоцвѣтныя — <i>Rhoeadales</i>	478
Лекція 22-ая. Беннеттитовыя — <i>Bennettitales</i> , простѣйшія ископае- мая голосѣмныя	506
Лекція 23-ья. Теорія Арбера и Паркина происхожденія цвѣтка покрытосѣмныхъ или антофитныхъ растений	525
Лекція 24-ая. Однодольныя — <i>Monocotyledoneae</i>	553
Лекція 25-ая. Сростнолепестныя двудольныя — <i>Sympetalae</i> или <i>Me- tachlamydeae</i>	585
Лекція 26-ая. Свободнолепестныя двудольныя — <i>Dialypetalae</i> . . .	605
Лекція 27-ая. Основные принципы новой филогенетической системы цвѣтковыхъ растений	623
Опечатки	640
Указатель латинскихъ названій	641

Отъ автора.

Я называю курсъ этотъ „Введеніемъ въ систематику цвѣтковыхъ растений“ по двумъ причинамъ. Во-первыхъ, курсъ этотъ не содержитъ въ себѣ подробнаго описанія всѣхъ семействъ и порядковъ цвѣтковыхъ растений; въ немъ детальнѣе разобраны лишь растенія однопокровныя (*Monochlamydeae*) и многоплодниковыя (*Polycarpicae*); растенія же однодольныя, свободнолепестныя и сростнолепестныя двудольныя рассмотрѣны въ самыхъ общихъ чертахъ. Составляя этотъ курсъ, я и не задавался цѣлью — равномѣрно рассмотреть всѣ семейства и порядки покрытосѣменныхъ растений, и лица, желающія систематически изучить всѣ цвѣтковыя растенія, должны имѣть подъ руками болѣе полныя руководства по систематикѣ цвѣтковыхъ растений, какъ, на примѣръ, руководства Энглера, Варминга, Веттштейна и др. Цѣлью курса является лишь выясненіе важнѣйшихъ современныхъ задачъ систематики высшихъ растений, и для выясненія этихъ задачъ я счелъ возможнымъ подробнѣе остановиться на однихъ группахъ цвѣтковыхъ растений и въ болѣе общихъ словахъ и выраженіяхъ коснуться другихъ группъ.

Во-вторыхъ, я называю курсъ этотъ „Введеніемъ“ потому, что, по глубокому моему убѣжденію, систематику выс-

VIII

нихъ растений нельзя сколько-нибудь сознательно изучать по однимъ лишь руководствамъ и учебникамъ, какъ бы хорошо составлены они ни были. Студенты, естественники и агрономы, слушатели и слухательницы сельско-хозяйственныхъ курсовъ и другихъ высшихъ учебныхъ заведеній, гдѣ систематикъ растений по программѣ отводится болѣе или менѣе значительное мѣсто, никогда не усвоятъ себѣ систематику, въ особенности высшихъ цвѣтковыхъ растений, безъ практическихъ и довольно продолжительныхъ занятій по высшимъ растениямъ. Только тотъ, кто въ теченіе нѣсколькихъ лѣтъ ознакомится на практикѣ, путемъ изученія и опредѣленія цвѣтковыхъ растений съ различными типами ихъ строенія, въ особенности съ разнообразнымъ устройствомъ цвѣтка, можетъ сознательно подойти и къ изученію вообще цвѣтковыхъ растений и ихъ системы по учебникамъ, и тогда, изучая законы строенія различныхъ типовъ цвѣтковыхъ растений, онъ пойметъ и все значеніе систематики высшихъ растений.

Обыкновенно изъ всѣхъ ботаническихъ дисциплинъ самой трудной для изученія и самой скучной считается — систематика высшихъ растений. И, конечно, для каждого, практически незнакомаго съ строеніемъ высшихъ растений, систематика можетъ показаться предметомъ и крайне скучнымъ, и весьма трудно усвояемымъ. Но тотъ, кто знаетъ уже хотя бы важнѣйшіе типы цвѣтковыхъ растений на практикѣ и подойдетъ къ изученію цвѣтковыхъ растений съ филогенетической точки зрѣнія, для того сразу откроются глаза на массу серьезнѣйшихъ и высоко научныхъ вопросовъ, связанныхъ съ изученіемъ родственныхъ отношеній между цвѣтковыми растениями.

Не задаваясь цѣлью изложить весь матеріалъ по цвѣт-

ковымъ растеніямъ равномѣрно и полно, я поставилъ себѣ въ этомъ курсѣ другую задачу, другую цѣль — освѣтить на избранныхъ примѣрахъ главнѣйшіе общіе вопросы современной филогенетической систематики.

И если знакомство съ изложенными здѣсь лекціями поможетъ и облегчитъ слушателямъ и слушательницамъ вышшихъ учебныхъ заведеній изученіе систематики цвѣтковыхъ растеній по болѣе полнымъ и обширнымъ руководствамъ, то цѣль этого сочиненія будетъ оправдана.

Систематика растеній въ настоящее время базируется далеко не на одной сравнительной морфологіи. Анатомія растеній, палеонтологія, ботаническая географія, экологія и даже отчасти фізіологія растеній являются основами современной филогенетической систематики.

Излагая печатаемая здѣсь лекціи по систематикѣ цвѣтковыхъ растеній, я предполагалъ, что у слушателей и читателей моихъ уже въ значительной мѣрѣ имѣется запасъ знаній по этимъ ботаническимъ дисциплинамъ, на которыхъ зиждется современная систематика. Въ особенности необходимо для усвоенія современной систематики отчетливое знаніе анатоміи растеній, и для усвоенія этой части ботаники я могу рекомендовать прекрасный курсъ проф. И. П. Бородинѣ. Курсъ анатоміи растеній. Четвертое изданіе. 1910 г.

Для дальнѣйшаго, болѣе обстоятельнаго знакомства съ самой систематикой цвѣтковыхъ растеній, я могу рекомендовать въ особенности слѣдующіе руководства и учебники:

Проф. В. И. Палладина. Морфологія и систематика растеній. Изд. 2-е. 1913 г.

Проф. Евг. Варминга. Систематика растеній. Переводъ съ датскаго С. Ростовцева и М. Голенкина. 1893

г. (въ продажѣ не имѣется, но готовится къ печати новое изданіе).

То же сочиненіе на нѣмецкомъ языкѣ:

Eug. Warming. Handbuch der systematischen Botanik. Dritte Auflage von D-r Martin Möbius. 1911.

Р. Веттштейнъ. Руководство по систематикѣ растеній. Переводъ подъ редакціей проф. С. И. Ростовцева. Томъ II, часть 1-ая, 1906 г., и часть 2-ая, 1912 г.

Кромѣ того, хорошимъ подспорьемъ при изученіи систематики высшихъ растеній могутъ служить: A. Engler und E. Gilg. Syllabus der Pflanzenfamilien. Siebente Auflage. 1912 и увлекательно написанныя лекціи Лотси: J. P. Lotsy. Vorträge über botanische Stammesgeschichte. 1909 u. 1911. (II und III Bd.).

Въ интересахъ лучшаго усвоенія излагаемаго здѣсь курса, я постарался снабдить его по возможности большимъ количествомъ рисунковъ, схемъ и картъ въ текстѣ. Большая часть рисунковъ заимствована изъ вышеупомянутыхъ руководствъ, а также изъ сочиненія А. Engler und K. Prantl. Die natürlichen Pflanzenfamilien и изъ учебника И. П. Бородинъ. Краткій учебникъ ботаники. 10-ое изданіе. 1911 г. Наконецъ, нѣкоторые рисунки взяты были изъ Трудовъ Ботаническаго Сада Имп. Юрьевскаго Университета и другихъ юрьевскихъ изданій или заказаны съ оригинальныхъ фотографій русскихъ ботаниковъ. За пользованіе такими фотографіями и клише я приношу здѣсь свою благодарность всѣмъ тѣмъ лицамъ, которыя предоставили мнѣ свои клише или фотографіи.

Такъ какъ въ сочиненіи этомъ затронуто немало спорныхъ вопросовъ систематики цвѣтковыхъ растеній, и дано

нерѣдко субъективное освѣщеніе разбираемымъ фактамъ, то я не могу отнестись иначе, какъ съ благодарностью, ко всѣмъ моимъ уважаемымъ коллегамъ по кафедрѣ, которые пожелали бы сдѣлать мнѣ какія-либо критическія замѣчанія или внести поправки въ освѣщеніе изложенныхъ здѣсь фактовъ. За всякія такія указанія я буду крайне благодаренъ и приму ихъ во вниманіе при второмъ изданіи этого руководства.

Систематика высшихъ растений на началахъ филогенетическихъ построеній представляетъ дисциплину далеко еще окончательно не разработанную, а потому я заранее увѣренъ, что многіе изъ ботаниковъ далеко не во всемъ согласятся со мною. Но внося въ эти лекціи немало элемента субъективнаго, я старался по возможности безпристрастно излагать передъ читателями и взгляды противоположные, съ которыми я лично не согласенъ или которые не раздѣляю.

Хотя изложеніе противоположныхъ взглядовъ весьма часто затрудняетъ слушателей и слушательницъ, и они иногда не знаютъ, на чемъ имъ остановиться, но я считалъ своей обязанностью освѣщать вопросы систематики съ разныхъ сторонъ.

Во всякомъ случаѣ, я буду счастливъ, если курсъ этотъ поможетъ учащимся въ высшихъ учебныхъ заведеніяхъ ближе познакомиться съ сложными вопросами филогенетической систематики и тѣмъ самымъ глубже проникнуть въ современныя цѣли, задачи и методы изслѣдованія этой трудной, но, на мой взглядъ, глубоко интересной ботанической дисциплины.

26 марта 1914 г.

Юрьевъ Лифл. Ботаническій Садъ.

ВВЕДЕНИЕ

Въ

СИСТЕМАТИКУ ЦВѢТКОВЫХЪ РАСТЕНІЙ.

Лекція первая.

Основы естественной системы растительного царства.

Задача современной систематики состоитъ въ установленіи филогенетическаго родства между извѣстными естественными группами растительнаго или животнаго царства. Задача крайне заманчивая, но и крайне трудная. Если сравнительно еще легко съ большей или меньшей достовѣрностью, пользуясь всѣми доступными намъ методами, устанавливать филогенетическое родство между нынѣ существующими низшими таксономическими единицами и такимъ образомъ мысленно возстановлять исторію развитія отдѣльныхъ родовъ или даже семействъ растительнаго или животнаго царства, то, чѣмъ болѣе крупныя таксономическія единицы беремъ мы объектами филогенетическаго изслѣдованія, тѣмъ задача дѣлается труднѣе, тѣмъ больше уравненій съ безконечнымъ количествомъ неизвѣстныхъ имѣемъ мы для рѣшенія. Установить филогенетическія отношенія видовъ одного рода и выяснить исторію развитія рода — является нынѣ задачей, довольно легко разрѣшимой. Прекрасныя изслѣдованія Энглера, Веттштейна и многихъ другихъ систематиковъ дали намъ достаточно исчерпывающія и законченныя исторіи развитія отдѣльныхъ родовъ цвѣтковыхъ растений, напр., родовъ: *Saxifraga*¹⁾, *Gentiana*²⁾, *Euphrasia*³⁾, *Acer*⁴⁾ и мн.

1) Dr. A. Engler. Monographie der Gattung *Saxifraga* L. mit besonderer Berücksichtigung der geographischen Verhältnisse. Mit einer lithograph. Karte. Breslau. 1872. IV + 229 pp.

2) Н. Кузнецовъ. Подродъ *Eugentiana* Kusnez. рода *Gentiana*

др. Уже труднѣе становится задача при установленіи филогенетическаго родства и исторіи развитія цѣлаго семейства; но и въ этомъ отношеніи мы имѣемъ прекрасныя б. и. м. исчерпывающія работы современныхъ систематиковъ, стоящихъ на эволюціонной точкѣ зрѣнія и кладущихъ въ основу своихъ работъ методъ историческій — установленіе филогеніи; достаточно упомянуть здѣсь хотя бы классическія изслѣдованія Энглера надъ сем. *Araceae*.

Но если мы захотимъ, пользуясь всѣми современными методами филогенетическаго изслѣдованія, установить неизблемыя филогенетическія отношенія всего растительнаго царства, нарисовать законченную картину исторіи развитія растительнаго царства на земномъ шарѣ со временъ перваго появленія растений на землѣ и въ результатѣ, какъ схему такого историческаго изслѣдованія, дать безспорную общепризнанную естественную систему всего растительнаго царства, то мы натолкнемся на задачу неразрѣшимую. Цѣль современной систематики — дать естественную систему растительнаго царства, но цѣль эта до сихъ поръ не достигнута и не скоро будетъ еще достигнута. Выдающіяся классическія изслѣдованія цѣлаго ряда систематиковъ, морфологовъ и фито-палеонтологовъ съ каждымъ годомъ все больше и больше вскрываютъ предъ любознательнымъ взоромъ ученаго ту завѣсу, которая непроницаемой тайной окутываетъ загадочный процессъ мірозданія. Дружными усиліями мыслителей-ученыхъ въ этой непроницаемой завѣсѣ уже давно протерты небольшія отверстія, сквозь которыя до мельчайшихъ деталей можно наблюдать отдѣльныя фазы исторіи развитія органическаго міра. Но, наблюдая эти отдѣльныя

Tournefort. Систематическая, морфологическая и географическая обработка. Съ 1 табл. рис. и 4-мя картограммами. С.-Петербург. 1894. VII + 531 стр.

N. I. Kusnezow. Subgenus *Eugentiana* Kusnez. generis *Gentiana* Tournefort. Cum tabulis 5. Petropoli. 1904. IV + 507 pp.

R. v. Wettstein. Die europäischen Arten der Gattung *Gentiana*, Sect. *Endotricha* und ihr entwicklungsgeschichtlicher Zusammenhang. Wien. 1896.

3) R. v. Wettstein. Monographie der Gattung *Euphrasia*. Leipzig. 1896.

4) Ferd. Pax. Monographie der Gattung *Acer*. Leipzig. 1885—1886. Mit einer Tafel.

фазы, иногда съ поразительной ясностью и убѣдительностью, мы все же еще очень и очень далеки отъ того, чтобы познать и ясно видѣть всю картину исторіи развитія органическаго міра на нашей планетѣ, чтобы однимъ общимъ взглядомъ окинуть ее и связать въ одно стройное цѣлое всѣ ея подробности и детали. Правда, благодаря неустаннымъ работамъ біологовъ непроницаемая завѣса, скрывающая отъ глазъ нашихъ тайну мірозданія, не только мѣстами протерлась насквозь, но и вообще уже значительно обвѣтшала и порѣдѣла. Сквозь эту дряхлую пелену намъ не только вблизи видны детали мірового эволюціоннаго процесса, но издали просвѣчиваютъ и общія очертанія самого процесса этого полностью. Но, повторяю, это еще не картина, а силуэтъ картины, который однимъ, близорукимъ, представляется въ одномъ видѣ, другимъ, болѣе дальнотзорнымъ и дальновиднымъ (а таковыхъ вѣдь обыкновенно меньшинство), — въ иномъ видѣ. И еще много времени пройдетъ, пока окончательно истлѣетъ и разрушится эта завѣса, чтобы передъ умственнымъ взоромъ мыслящаго человѣка съ полной ясностью предстала вся сложная, стройная, удивительная картина исторіи развитія органическаго міра на землѣ. . .

Линней (см. рис. 1) былъ первымъ ботаникомъ, который создалъ систему растительнаго царства. Но система его была всецѣло искусственная, что вполнѣ понималъ ея авторъ, и что онъ сугубо подчеркивалъ. Линней былъ человѣкомъ выше уровня своихъ современниковъ, и, создавая завѣдомо искусственную систему растительнаго царства, онъ однако-же ясно сознавалъ, что задача научной ботаники-систематики — создаше естественной системы. Онъ собралъ первый строительный матеріалъ для будущей естественной системы и установилъ тѣ основныя единицы — видъ, родъ, семейство и порядки, которыя должны лечь въ основу будущей естественной системы. Но онъ отлично понималъ, что матеріала для установленія хотя бы эскиза будущей естественной системы въ его время не хватало, и строго настрого запретилъ ученикамъ и послѣдователямъ своимъ заниматься установлешемъ системы естественной.

Со временъ Л и н н е я прошло много времени. Описательная ботаника или тогдашняя систематика растений, заботившаяся главнымъ образомъ объ описаніи все новыхъ и новыхъ

видовъ растительнаго царства и группированіи ихъ въ морфологически-близкія, родственныя группы — роды, семейства, накопила такой колоссальный строительный матеріалъ, что матеріалъ этотъ не могъ уже укладываться въ рамки искусственной линнеевской системы. вмѣстѣ съ тѣмъ, основанное



Carl. Linné

Рис. 1. Карлъ Линней (1707—1778).

Дарвиномъ ученіе о непостоянствѣ видовъ и объ эволюціи органическаго міра властно требовало созданія естествен-

ной системы, отъ увлеченія коей настойчиво въ свое время предостерегалъ Линней. И вотъ одинъ за другимъ появляются на научномъ горизонтѣ единичные болѣе смѣлые систематики, которые, наравнѣ съ будничной работой всѣхъ систематиковъ — описаніемъ новыхъ видовъ, родовъ, семействъ, задаются общей задачей -- сгруппировать весь этотъ колоссальный матеріалъ въ б. и. м. стройную общую систему, и при томъ систему естественную, т. е. такую, которая по крайней мѣрѣ показывала бы намъ послѣдовательность въ морфологическомъ совершенствѣ растительныхъ формъ, т. е. которая, исходя изъ формъ наиболѣе примитивныхъ, наиболѣе просто построенныхъ (одноклѣтныхъ), постепенно восходила бы къ формамъ, все болѣе и болѣе сложнымъ, совершеннымъ.

Естественныхъ системъ послѣдовательно установлено было не мало, и каждая новая система, исправляя недостатки предшествовавшей, обвиняя предшествовавшую ей систему въ искусственности, выдвигала все новые и новые принципы системы естественной и, разумѣется, выдавала себя за послѣднее слово науки.

Не входя здѣсь въ историческій разборъ всѣхъ предшествовавшихъ системъ, я остановлюсь только на самыхъ послѣднихъ, новѣйшихъ системахъ, нынѣ общепризнанныхъ и считающихся дѣйствительно естественными системами, выражающими какъ послѣдовательность въ морфологическомъ совершенствѣ растительныхъ формъ отъ простѣйшихъ къ наиболѣе сложнымъ, такъ и до извѣстной степени филогенетическое отношеніе формъ высшихъ къ низшимъ, а, слѣдовательно, и имѣющими задачей изобразить хотя бы схему исторіи развитія растительнаго царства.

Такихъ наиболѣе общепризнанныхъ естественныхъ системъ растительнаго царства нынѣ имѣется три — Энглера, Варминга и Веттштейна. Изъ нихъ наибольшимъ авторитетомъ, наиболѣе общепризнанной надо считать систему Энглера. Въ теченіе нашего курса мы увидимъ, однако, что и въ этихъ трехъ системахъ, наиболѣе естественныхъ и наиболѣе совершенныхъ, подкрѣпленныхъ не только теоретическими соображеніями, но и проведенныхъ послѣдовательно черезъ всѣ болѣе мелкія таксономическія единицы растительнаго царства, до семействъ включительно (а система

Энглера проведена до родовъ включительно и нынѣ проводится до видовъ), имѣется однако еще очень и очень много искусственнаго, и такимъ образомъ, если поневолѣ намъ пока приходится принимать одну изъ этихъ трехъ системъ (и въ практическомъ отношеніи удобнѣе всего при специальныхъ систематическихъ работахъ придерживаться системы Энглера), то тѣмъ не менѣе мы не должны закрывать глаза на то, что и эти системы „естественны“ лишь въ ковычкахъ. Задача дальнѣйшей систематики растеній — еще многое и многое измѣнить въ этихъ новѣйшихъ системахъ и измѣнить не только и даже не столько въ многочисленныхъ деталяхъ системы, сколько въ ея основахъ, дабы получить дѣйствительно систему естественную — филогенетическую.

Начнемъ хотя бы съ самаго крупнаго вопроса, съ подраздѣленія растительнаго царства на двѣ основныя большія группы — на тайнобрачныя и явнобрачныя, или споровыя и цвѣтковые или сѣменные растенія. Это подраздѣленіе установлено издавна и вошло въ кровь и плоть нашихъ понятій о растительномъ царствѣ. Между тѣмъ классическія изслѣдованія Гофмейстера, а за нимъ цѣлаго ряда ученыхъ, показали намъ, что такого рѣзкаго подраздѣленія растительнаго царства на два подцарства — тайнобрачныя и явнобрачныя — съ филогенетической точки зрѣнія нѣтъ, что оба подцарства въ основѣ имѣютъ одинъ и тотъ же планъ строенія своихъ органовъ, гомологичныхъ въ обоихъ подцарствахъ и представляющихъ въ растеніяхъ такъ наз. явнобрачныхъ или сѣменныхъ лишь болѣе сложные и далѣе эволюціонировавшіе органы предыдущаго подцарства. Сами названія или термины обоихъ подцарствъ сохраняются нынѣ лишь по привычкѣ, ибо смыслъ ихъ, цѣлымъ рядомъ новѣйшихъ изслѣдованій, совершенно уничтоженъ. Мы не говоримъ уже о названіяхъ „тайнобрачныя“ и „явнобрачныя“, ибо задолго до Гофмейстера, цѣлымъ рядомъ изслѣдованій систематиковъ было твердо установлено, что половой актъ низшихъ растеній, такъ наз. „тайнобрачныхъ“, протекаетъ по той же схемѣ и даже болѣе явнобрачно, чѣмъ у самихъ „явнобрачныхъ“ или цвѣтковыхъ растеній; послѣднія, если хотите, въ сущности болѣе тайнобрачны, чѣмъ растенія низшія, споровыя.

Но и названія „споровыя“ и „сѣменные“ растенія явля-

ются теперь анахронизмомъ. Исслѣдованія Гофмейстера и его послѣдователей ясно доказали, что „цвѣтковые“ растенія такія же „споровыя“ и при томъ „разноспоровыя“, какъ и низшія растенія. Характерные органы ихъ цвѣтовъ — тычинки и плодолистики, яко-бы отсутствующіе у „споровыхъ“ растеній, не представляютъ новыхъ органовъ, *sui generis*, а гомологичны микроспоролистикамъ и макроспоролистикамъ высшихъ „споровыхъ“ растеній; пыльца цвѣтковыхъ растеній



Рис. 2. Папоротникъ изъ группы птеридоспермовыхъ. Реставрація *Lygmodendron Oldhamii* (по Scott'y). Видны: стебель, придаточные корни и листья. Въ верхней части рисунка видны плодущіе листья съ плоско-видными органами, заключающими сѣмена.

есть не что иное, какъ та же спора низшихъ растеній, специально приспособившаяся для извѣстныхъ физиологическихъ цѣлей — это микроспора разноспоровыхъ папоротникообразныхъ. А макроспорѣ разноспоровыхъ папоротникообразныхъ соотвѣтствуетъ у цвѣтковыхъ растеній зародышевой мѣшокъ сѣмяпочки. Такимъ образомъ цвѣтковыя растенія — это тѣ же споровыя, но болѣе высоко-развитыя, съ специальными физиологическими приспособленіями ихъ микро- и макроспорѣ. Переходъ отъ тайнобрачныхъ къ явнобрачнымъ, какъ показаль еще Гофмейстеръ, и какъ подтвердилъ его выводы цѣлый рядъ новѣйшихъ первостепенной важности отъ

крытій, самый постепенный, и подраздѣленіе всего растительнаго царства на споровыя и сѣменные растения чисто искусственное. Но, можетъ быть, можно было бы высшія растения назвать сѣменными, ибо они размножаются сѣменами, а низшія растения, прежнія такъ наз. „споровыя“ растения — безсѣменными, ибо у нихъ сѣмянъ, какъ органовъ размноженія или, точнѣ говоря, распространенія, никогда не бываетъ.



Рис. 3. Сѣмя птеридоспермовыхъ — *Lyginodendron Oldhamium* (по Oliver'y и Scott'y). Реставрація сѣмени, заключеннаго въ железистую плюску или купулу.

Однако сѣмя высшихъ растений не есть само по себѣ нѣчто безусловно новое, указывающее на

высшую ступень развитія, это не есть новый морфологическій органъ sui generis, а имѣетъ тоже гомологичныя образованія среди нѣкоторыхъ высшихъ представителей такъ наз. тайнобрачныхъ; не говоря объ этой морфологической сторонѣ вопроса, достаточно вамъ извѣстной изъ общаго курса ботаники, я обращаю лишь ваше вниманіе на крупное новѣйшее открытіе сѣмянъ у ископаемыхъ папоротникообразныхъ палеозойской эры, у ископаемыхъ плауновыхъ и папоротниковъ, такъ наз. птеридоспермовыхъ (см. рис. 2) или *Cycadofilices*. Хотя нынѣ живущія папоротникообразныя никогда сѣмянъ, въ смыслѣ цвѣтковыхъ растений, не производятъ, но ископаемыя папоротникообразныя приносили сѣмена (см. рис. 3 и 4). Сѣмя есть такимъ образомъ очень древній морфологическій органъ, впервые появившійся задолго до появленія на свѣтъ высшихъ такъ наз. „сѣменныхъ“ растений, ибо „сѣменные“ растения впервые появляются въ концѣ мезозоя, въ мѣловомъ періодѣ, и сразу достигаютъ максимума развитія въ кайнозое, въ третичные періоды, тогда какъ сѣменные па-



Рис. 4. Сѣмя птеридоспермовыхъ — *Lyginodendron Oldhamium* (по Oliver'y и Scott'y). Схематическій продольный разрѣзъ сѣмени, заключеннаго въ купулу, вдоль медіанной плоскости. *B* — балдахинъ, *C* — купула или плюска, *Ck* — центральный столбчикъ пыльцевой камеры, *G* — сосудисто-волокнистые пучки, *Pk* — пыльцевая камера, *M* — ея устье. Твердая сѣменная кожра нарисована черной; мягкая внутренняя ткань обозначена косою шрафировкой; халазовая подушечка обозначена шрафировкой крестъ на крестъ; купула и ножка сѣмени обозначены пунктиромъ, а сосудистые пучки оставлены бѣлыми.

поротникообразная (плауновыя и папоротники) извѣстны намъ нынѣ уже съ древнѣйшихъ временъ палеозоя.

„Цвѣтокъ“, если мы не ограничимъ это понятіе болѣе узкими и опредѣленными рамками, также не есть принадлежность исключительно такъ наз. „цвѣтковыхъ“ растений, даже если среди „цвѣтковыхъ“ мы оставимъ, согласно стариннымъ воззрѣніямъ и нынѣ еще господствующимъ, также голосѣменные растенія. Если подъ именемъ „цвѣтка“ понимать метаморфозированный листовстемельный побѣгъ, приспособленный для цѣлей размноженія, какъ то установилъ еще Гётте (см. рис. 5), и что вамъ тоже должно быть хорошо извѣстно изъ общаго курса ботаники, то мы подъ этимъ терминомъ смѣло могли-бы понимать не только такъ наз.

цвѣты покрытосѣменныхъ и голосѣменныхъ, но и гомологичные имъ органы у многихъ высшихъ „споровыхъ“ растений,



Рис. 5. Прототипъ (*Urpflanze*) цвѣтковаго растенія по Гётте. Цвѣтокъ состоитъ изъ покроволистиковъ (*p*) и споролистиковъ (*sp*): *k* — чашелистики, *s* — лепестки, *a* — тычинки или микроспоролистки, *g* — плодолистки или макроспоролистки; *f* — листья, *cot* — сѣмядоли.

наприм., у плауновыхъ (см. рис. 6), у хвощей (см. рис. 7), у ископаемыхъ лепидодендроновыхъ и другихъ вымершихъ папоротникообразныхъ.

Итакъ, такъ наз. „цвѣтковые“ растенія суть тѣ же споровыя, въ частности разноспоровыя растенія, а среди выс-

шихъ такъ наз. „споровыхъ“ растеній, въ отдѣлѣ папоротникообразныхъ появляются, хотя бы въ простѣйшемъ видѣ, органы, характеризующіе высшія растенія — „цвѣтокъ“ (у формъ, нынѣ живущихъ и ископаемыхъ) и „сѣмя“ (у формъ вымершихъ, ископаемыхъ).

Въ новѣйшихъ системахъ Энглера, Варминга и Веттштейна нѣтъ формальнаго раздѣленія всего растительнаго царства на „споровыя“ и „цвѣтковые“, ибо всѣ три систематика дѣлятъ растительное царство не на двѣ большихъ группы, а на большее количество основныхъ группъ. Но укоренившееся искусственное подраздѣленіе растительнаго царства на „споровыя“ и „цвѣтковые“ сохранилось и въ этихъ „естественныхъ“ системахъ. Энглеръ послѣдній высшій отдѣлъ растительнаго царства называетъ — *Embryophyta*

рис. 6. Цвѣтокъ (или колосокъ) плауновыхъ — *Selaginella* (по С а к у): онъ состоитъ изъ макроспоролистиковъ съ макроспорангіями (*M*) и микроспоролистиковъ съ микроспорангіями (*m*); *l* — ligula.

siphonogata и включаетъ въ него и голосѣмнныя, и покрытосѣмнныя, несмотря на то, что всѣ новѣйшія изслѣдованія надъ папоротникообразными и голосѣмными ясно показываютъ, что голосѣмныя гораздо ближе стоятъ и морфологически, и палеонтологически, а слѣдовательно, и филогенетически къ папоротникообразнымъ, чѣмъ къ покрытосѣмнымъ. Изслѣдованія Гофмейстера и его послѣдователей въ значительной мѣрѣ заполнили ту пропасть, которая отдѣляла голосѣмныя отъ папоротникообразныхъ, но зато тѣ же изслѣдованія вырыли новую пропасть, а именно, между голосѣмными и покрытосѣмными. Здѣсь въ системѣ филогенетическій гіатусъ изслѣдованіями послѣднихъ десятилѣтій установленъ настолько широкій, что объединять въ одну

общую группу высшихъ растений — и голосѣмненныя, и покрытосѣмненныя въ настоящее время совершенно невозможно, и будущая, дѣйствительно естественная система должна безусловно считаться съ этими крупнѣйшими открытіями послѣднихъ лѣтъ въ области сравнительной морфологіи и исторіи развитія высшихъ растений.

Вармингъ въ своемъ классическомъ учебникѣ „Систематика растений“ дѣлитъ все растительное царство на 5 крупныхъ группъ, а не на двѣ — споровыя и цвѣтковые. Группы эти слѣдующія: 1) *Thallophyta* — слоевцовыя растения; 2) *Muscineae* или *Bryophyta* — мхи; 3) *Pteridophyta* или *Cryptogamae vasculares* — папоротникообразныя или сосудистыя тайнобрачныя; 4) *Gymnospermae* — голосѣмненныя и 5) *Angiospermae* — покрытосѣмненныя. Такое дѣленіе болѣе соотвѣтствуетъ современнымъ основамъ естественной системы, ибо во всякомъ случаѣ въ этомъ дѣленіи голосѣмненныя не объединяются съ покрытосѣмненными въ одну общую группу, какъ у Энглера, а противопоставляются имъ наравнѣ съ папоротникообразными, мхами и слоевцовыми растениями. Съ филогенетической точки зрѣнія такое дѣленіе цѣлесообразно потому, что оно выражаетъ тѣ послѣдовательныя основныя ступени раз-

витія, которыя растительное царство проходило въ теченіе своей эволюціи: стадія слоевища, стадія мохообразнаго, папоротникообразнаго, голосѣмненнаго и, наконецъ, покрытосѣмненнаго растения. Противъ этого дѣленія можно было бы возразить лишь слѣдующее: 1) Мхи, папоротникообразныя и голосѣмненныя настолько послѣдовательно связаны другъ съ другомъ и настолько имѣютъ общій планъ развитія и организаціи, какъ это мы увидимъ на ближайшихъ лекціяхъ, что ихъ лучше объединить въ одну группу — подъ именемъ архегоніатныхъ растений, противопоставивъ ихъ съ одной стороны слоевцовымъ, съ другой — покрытосѣмненнымъ растениямъ; систематическій гіатусъ между слоевцовыми и ар-



Рис. 7. Цвѣтокъ (колосокъ) хвощей — *Equisetum*: онъ состоитъ изъ *p* — перигона или покроволистиковъ, а выше по оси изъ споролистиковъ.

хегоніатами съ одной стороны и архегоніатами и покрытосѣменными съ другой стороны гораздо шире, чѣмъ таковыя же гіатусы между мхами, папоротниками и голосѣменными. 2) Какъ я указалъ уже выше, новѣйшія изслѣдованія показали, что вымершія (ископаемыя) папоротникообразныя были отчасти растеніями голосѣменными, ибо приносили сѣмена (см. рис. 2, 3 и 4); такимъ образомъ голосѣменные особенно близки къ папоротникообразнымъ, а слѣдовательно, едва-ли отдѣлимы отъ нихъ въ особую самостоятельную группу вышшаго порядка.

Вармингъ, съ одной стороны, самъ признаетъ естественность и систематическую цѣлостность группы архегоніатныхъ растеній, не разъ указывая на это въ своемъ учебникѣ; но съ другой стороны, вѣрный традиціямъ прошлаго, онъ самъ же ослабляетъ свои аргументы на положеніе голосѣменныхъ въ системѣ. Прекрасную главу своего сочиненія, вставленную между описаніемъ папоротникообразныхъ и голосѣменныхъ и озаглавленную — „переходъ отъ тайнобрачныхъ растеній къ явнобрачнымъ“, онъ начинаетъ слѣдующими словами: „всѣ описанныя на предыдущихъ страницахъ растенія называются однимъ общимъ именемъ — тайнобрачныя; всѣ другія растенія называются общимъ именемъ — явнобрачныя. Руководящія работы Гофмейстера и многочисленныя позднѣйшія изслѣдованія другихъ ученыхъ помогли заполнить ту пропасть, которая раньше существовала въ наукѣ между этими двумя отдѣлами растительнаго царства, такъ что теперь въ цѣпи: *Bryophyta* — *Pteridophyta* — *Gymnospermae* — *Angiospermae*, мы видимъ одинъ и тотъ же ходъ развитія, выполненный по одному опредѣленному плану“. Излагая далѣе этотъ общій планъ строенія мховъ, папоротникообразныхъ, голосѣменныхъ и покрытосѣменныхъ, Вармингъ, на мой взглядъ, больше подчеркиваетъ общій планъ строенія этихъ кормофитныхъ растеній, чѣмъ выясняетъ близость голосѣменныхъ къ папоротникообразнымъ и разницу между голосѣменными и покрытосѣменными; а между тѣмъ послѣдняя настолько принципиально существенна, что именно непризнаніе этой разницы и было причиной многихъ неправильныхъ представленій нашихъ о происхожденіи покрытосѣменныхъ цвѣтковыхъ растеній и неестественныхъ, на мой взглядъ, схоластическихъ гомологизацій въ морфологическихъ

построеніяхъ органовъ размноженія голосѣменныхъ и покрытосѣменныхъ растений. Достаточно указать здѣсь на тѣ вычурныя объясненія строенія шишекъ голосѣменныхъ, въ частности хвойныхъ, въ которыхъ одни морфологи хотѣли видѣть цвѣты, гомологичные цвѣтамъ покрытосѣменныхъ, другіе же съ самой схоластической тенденціозностью доказывали и доказываютъ, что шишка хвойныхъ есть соцвѣтіе.

По Челяковскому, женская шишка хвойныхъ есть соцвѣтіе, и устроена она слѣдующимъ образомъ (см. рис. 8): на длинной оси (стержнѣ)

соцвѣтія сидятъ многочисленные, чешуйчатые, спирально расположенные листья — кроющіе листья или прицвѣтныя чешуи (I. a, III. b); въ пазухѣ каждаго кроющаго листа находится листовидное тѣло — сѣменная чешуя (I. b, III. a), своей органически верхней стороной обращенная къ кроющему листу, такъ что древесинная часть сосудистаго пучка сѣменной чешуи обращена къ древесинной

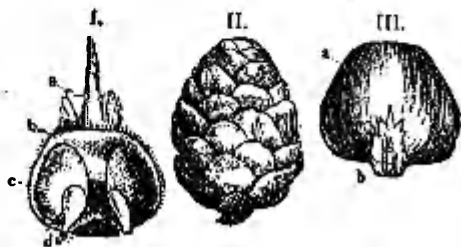


Рис. 8. Шишка хвойнаго растенія (*Larix sibirica*) и ея части. I. Одна изъ чешуй молодой женской шишки съ внутренней стороны: a — прицвѣтная или кроющая чешуя, b — сѣменная чешуя (будущая чешуя плодущей шишки), d — сѣмяпочки, c — будущее крыло сѣмени. II. Зрѣлая плодущая шишка. III. Одна изъ чешуй плодущей шишки съ внѣшней стороны: a — сѣменная или шишковая чешуя, b — прицвѣтная или кроющая чешуя. (Сравн. язычекъ или ligula — l, на рис. 6).

части сосудистаго пучка кроющей чешуи (см. рис. 9, *fv* и *fv'*). У основанія сѣменной чешуи, на ея спинной сторонѣ помѣщаются двѣ сѣмяпочки (см. рис. 8, I. d), съ направленнымъ внизъ микропиле и, повидимому, съ однимъ только покровомъ (интегументомъ). По оплодотвореніи, сѣменная чешуя разрастается въ деревянистую или кожистую шишковую чешую (см. рис. 8, III. a), часто значительно большихъ размѣровъ сравнительно съ кроющимъ листомъ или прицвѣтной чешуей (III. b). Сѣменную чешую, съ принадлежащей ей частью оси должно разсматривать, по Челяковскому, какъ короткую вѣтвь, сидящую въ пазухѣ кроющаго листа и производящую двѣ сѣмяпочки. Такимъ образомъ, здѣсь въ пазухѣ кроющаго листа, по Челяковскому, помѣщается одинъ цвѣтокъ, низведенный до

двухъ сѣмяпочекъ; сѣмяпочки эти, по мнѣнію этого ученаго, обладаютъ, въ сущности, двумя интегументами, причемъ внутренніе интегументы функционируютъ, какъ таковые, внѣшніе же покровы или интегументы этихъ двухъ сѣмяпочекъ разрослись въ листовидныя тѣла, сросшіяся вмѣстѣ въ одно тѣло, называемое *ligula* или сѣменная чешуя; они образуютъ такъ наз. *symphyllodium*, производящій на морфологически нижней своей сторонѣ, обращенной фактически

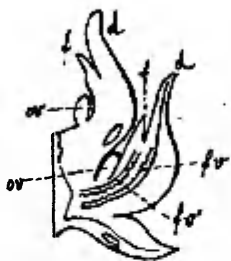


Рис. 9. *Cryptomeria japonica*. Часть продольнаго разрѣза женской шишки: *d* — кроющая или прицвѣтная чешуя; *f* — сѣменная чешуя (*symphyllodium* по Челяковскому); *ov* — сѣмяпочка; *fv* и *fv'* — сосудистые пучки, древесная часть которыхъ, обращенная другъ къ другу, обозначена волнистой линіей (по Вармингу).

однако вверхъ, ядро сѣмяпочки (*pusellus*), одѣтое внутреннимъ покровомъ; по этому воззрѣнію, сѣмяпочки хвойныхъ будутъ, слѣдовательно, не однопокровныя, а полупокровныя — *hemichlamydae*, а плодолистикъ или макроспоролистикъ ихъ почти совершенно редуцированъ. У нѣкоторыхъ хвойныхъ, наприм., у сосны (*Pinus*), сѣменная чешуя обладаетъ килемъ (писго). Это, по мнѣнію Челяковского, — третій безплодный плодолистикъ цвѣтка хвойныхъ; каждый плодолистикъ хвойныхъ производитъ собственно одну всего сѣмяпочку, но число плодолистиковъ въ каждомъ цвѣткѣ отъ одного до нѣсколькихъ, чаще три; тогда средній изъ нихъ остается безплоднымъ. Сѣмяпочки имѣютъ или два покрова (интегумента) — у *Podocarpeae*, *Taxaeae*, изъ которыхъ наружный представляетъ кровьелку (*agillus*) сѣмени, или одинъ покровъ (также какъ и у *Cycadeae*), гомологичный двумъ покровамъ, сросшимся вмѣстѣ, или, наконецъ, у *Pinoideae* внѣшній покровъ, какъ мы только что видѣли, листовидно-расширенный и обратившійся въ сѣменную, а затѣмъ и шишковую чешую, несетъ на своей спинной сторонѣ сѣмяпочку съ однимъ только внутреннимъ покровомъ. Таково весьма сложное и, на мой взглядъ, крайне схоластичное объясненіе строенія женской шишки хвойныхъ, по Челяковскому. Однако это объясненіе считается теперь наиболѣе правдоподобнымъ и общепризнано. Оно почти совершенно вытѣснило прежнее, болѣе простое морфологическое объясненіе строенія жен-

ской шишки хвойныхъ. По этому старинному толкованпо, вся женская шишка хвойныхъ принималась за одинъ цвѣтокъ, а шишковые чешуи за отдѣльные листья или макроспоролистки (плодолистки), развивающіе сѣмяпочки на верхней своей сторонѣ. У *Cupressaceae* плодолистки эти цѣльные, у другихъ хвойныхъ они б. и. м. расщепленные, но б. ч. лишь незначительно; у *Abietaceae* расщепленіе это особенно явственно (см. рис. 9, *f* и *d*), и макроспоролистикъ тангентально расщепляется на двѣ части — плодущую и бесплодную, подобно тому, какъ это бываетъ, наприм., у папоротниковъ *Ophioglossaceae* (см. рис. 10) или *Marsileaceae* (см. рис. 11). Бесплодную часть этихъ макроспоролистиковъ можно также принять за образование, гомологичное *ligul'*ъ *Isoetes* или *Selaginella* (см. рис. 6, *l*—*ligula*). По моему мнѣнію, такое толкованіе строенія шишки хвойныхъ, несмотря на то, что въ настоящее время оно раздѣляется лишь немногими морфологами, гораздо правдоподобнѣе, чѣмъ весьма сложное и запутанное объясненіе строенія шишки хвойныхъ, предложенное Челяковскимъ.

Мнѣ кажется, если вполнѣ объективно отнестись къ этимъ суемудрымъ объясненіямъ морфологическаго значенія и происхожденія шишекъ хвойныхъ, то такъ и чувствуется натянутость этихъ объясненій, отзывающихся временами натурфилософіи и схоластичнаго книжнаго ученія. И какъ далеко стоитъ сама природа, въ ея первобытной простотѣ и нетронутости отъ этихъ мудрствованій морфологовъ! Шишка хвойныхъ, на мой взглядъ, не есть ни цвѣтокъ, ни соцвѣтіе, ибо въ тѣ

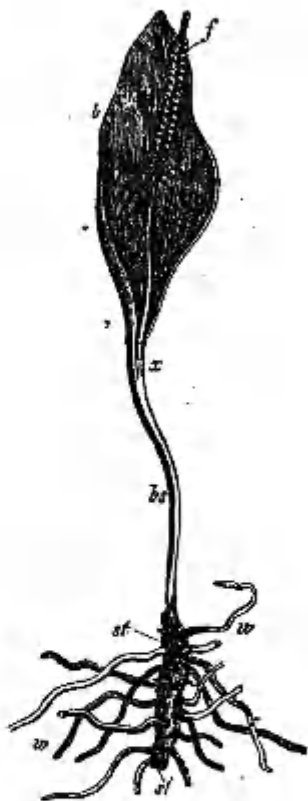


Рис. 10. *Ophioglossum vulgatum*, въ естественную величину: *w* — корни, *st* — стебель, *bs* — листовой черешекъ, *x* — мѣсто вѣтвленія листьевъ на бесплодную пластинку (*b*) и спороносный колосокъ (*f*).

времена (во времена мезозоя), когда наибольшаго максимума развитія достигали именно голосѣмнныя, ни настоящихъ цвѣтковыхъ еще не было, не было еще и типично развитога ихъ органа — цвѣтка. Цвѣтокъ и соцвѣтіе — это позднѣй-

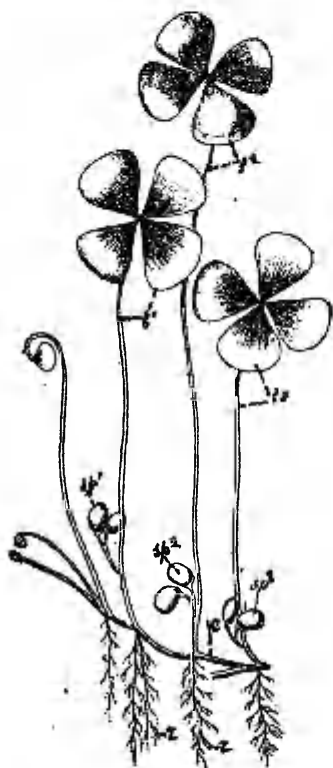


Рис. 11. *Marsilea quadrifolia*: *k* — корневище, *r* — корни, *b*¹, *b*², *b*³ — вегетативная часть плодущихъ листьевъ; *sp*¹, *sp*², *sp*³ — спороносная часть плодущихъ листьевъ (спорокарпій) (по В е т т ш т е й н у).

нія морфологическія явленія. Они явились результатомъ сократія сѣмяпочекъ въ завязи, образованной однимъ или многими сросшимися макроспоролистиками, и результатомъ приспособленія къ перекрестному опыленію при помощи вѣтра или насѣкомыхъ. Поэтому у голосѣмннхъ не можетъ быть и рѣчи о цвѣткѣ собственно, въ томъ смыслѣ, какъ мы его понимаемъ у покрытосѣмннхъ. Тѣмъ менѣе можетъ быть рѣчи у голосѣмннхъ о соцвѣтіи, ибо соцвѣтіе — это дальнѣйшее морфологическое осложненіе, въ филогенетической послѣдовательности появившееся вслѣдъ за выработкою типичнаго цвѣтка покрытосѣмннхъ растеній. Гомологизація отдѣльныхъ частей шишекъ голосѣмннхъ съ цвѣтами покрытосѣмннхъ, а самихъ шишекъ съ соцвѣтіями есть слѣдствіе искусственнаго, предвзятаго мнѣнія, что и голосѣмнныя — растенія цвѣтковыя, и что они ближе стоятъ къ остальнымъ цвѣтковымъ растеніямъ, чѣмъ къ папоротникообразнымъ; это неизбежный результатъ изученія морфоло-

гическаго строенія голосѣмннхъ съ точки зрѣнія цвѣтковыхъ растеній, а не съ точки зрѣнія растеній папоротникообразныхъ.

Если мы отрѣшимся отъ этой неестественной точки зрѣнія, если мы посмотримъ на голосѣмннхъ, какъ на высшихъ представителей архегоніатныхъ растеній, достигшихъ

максимума своего развитія въ мезозойскую эру, а въ лицѣ нѣкоторыхъ своихъ представителей (хвойныхъ) продолжающихъ свое поступательное развитіе и понынѣ, но не въ сторону перехода къ покрытосѣменнымъ, а въ сторону дальнѣйшаго усложненія и развитія своей, если можно такъ выразиться, голосѣменной природы, то для насъ самъ собою упадетъ вопросъ о томъ, что такое шишка хвойныхъ — цвѣтокъ или соцвѣтіе. Шишка хвойныхъ есть метаморфозированный листостебельный побѣгъ, приспособленный для цѣлей размноженія и состоящій всегда изъ одного только рода споролистиковъ, или изъ макроспоролистиковъ, или изъ микроспоролистиковъ. Этотъ побѣгъ можетъ быть или примитивной организаціи, какъ у низшихъ голосѣменныхъ, или весьма сложной организаціи, какъ у хвойныхъ, но это еще не цвѣтокъ покрытосѣменныхъ, тѣмъ паче не соцвѣтіе.

При такомъ взглядѣ на голосѣменные и ихъ органы размноженія естественно возникаетъ вопросъ, что же такое цвѣтокъ покрытосѣменныхъ растений, и откуда и какъ онъ произошелъ. Это одинъ изъ коренныхъ вопросовъ систематики высшихъ растений, и этимъ вопросомъ мы займемся подробнѣе впослѣдствіи, ибо отъ того или иного рѣшенія его зависитъ и направленіе естественной системы высшихъ цвѣтковыхъ растений.

Теперь я вернусь еще къ взглядамъ Веттштейна на положеніе въ системѣ голосѣменныхъ и покрытосѣменныхъ растений и въ заключеніе выскажу свой взглядъ на этотъ вопросъ и на подраздѣленіе растительнаго царства на основныя крупныя систематическія единицы. Веттштейнъ признаетъ, вмѣстѣ съ нѣкоторыми ботаниками (Эйхлеромъ, Друдэ, Энглеромъ, Саксомъ и др.), полифилетическое развитіе растительнаго царства и дѣлитъ его на слѣдующіе семь основныхъ типовъ: 1) *Myxophyta*, 2) *Schizophyta*, 3) *Zygophyta*, 4) *Euthallophyta*, 5) *Phaeophyta*, 6) *Rhodophyta* и 7) *Cormophyta*. Первые шесть типовъ Веттштейнъ соотвѣтствуютъ низшимъ растеніямъ, первому отдѣлу Варминга — *Thallophyta* — слоевцовымъ растеніямъ, и сейчасъ насъ не интересуютъ. Для нихъ то и принимаетъ Веттштейнъ, вмѣстѣ съ другими учеными, полифилетическое развитіе. Типъ 7-й — *Cormophyta* или листостебель-

ныя растенія, соотвѣтствуетъ четыремъ послѣднимъ отдѣламъ Варминга (мхамъ, папоротникообразнымъ, голосѣмнымъ и покрытосѣмнымъ); и относительно этого типа Веттштейнъ говоритъ, что, если монофилетическое развитіе его и не доказано окончательно, то оно во всякомъ случаѣ весьма вѣроятно.

Кормофитныя растенія дѣлятся Веттштейномъ на два отдѣла, и каждый изъ нихъ на два подотдѣла, а именно:

1 отд. *Archegoniatae*. 1 подотд. *Bryophyta*.

2 подотд. *Pteridophyta*.

2 отд. *Anthophyta* — цвѣтковые растенія.

1 подотд. *Gymnospermae*.

2 подотд. *Angiospermae*.

Въ общемъ очеркѣ *Cormophyta* Веттштейнъ указываетъ на совокупный ходъ развитія этого типа, на гомологію между группами *Cormophyta* и на причину видоизмѣненія гомологичныхъ органовъ *Cormophyta*, а въ общемъ очеркѣ *Anthophyta* и *Gymnospermae* подчеркивается близость послѣднихъ къ *Pteridophyta* (къ папоротникообразнымъ). Заканчивая общій очеркъ *Gymnospermae*, Веттштейнъ съ филогенетической точки зрѣнія приходитъ къ выводу, что „нынѣ живущія *Gymnospermae* не принадлежатъ къ одному ряду развитія; существуютъ указанія на то, что уже давно отдѣльные классы и даже отдѣльныя семейства *Gymnospermae* получили самостоятельное развитіе. Тѣмъ не менѣе есть основаніе полагать, что всѣ *Gymnospermae* имѣли сходное происхожденіе, что они произонили отъ типа *Eusporangiatae Eilicinae* или отъ предшественниковъ этихъ растеній“.

Дѣйствительно, современный палеонтологическій, сравнительно-морфологическій и эмбриологическій матеріалъ, собранный выдающимися учеными, даетъ возможность наиболѣе полно и послѣдовательно нарисовать исторію развитія архегоніатныхъ растеній и филогенетически связать съ ними разныя группы голосѣмныхъ, которыя и слѣдуетъ причислить къ тому же 1-му отдѣлу *Archegoniatae* Веттштейна, куда онъ относитъ мхи и папоротникообразныя; данныя, приводимыя самимъ Веттштейномъ, говорятъ именно въ пользу этого воззрѣнія, а не въ пользу выставленнаго имъ положенія, что *Gymnospermae* являются подотдѣломъ *Anthophyta* или цвѣтковыхъ растеній. Очевидно, своего рода консерватизмъ или

нерѣшительность заставляютъ Веттштейна придерживаться стараго искусственнаго, но общепризнаннаго мнѣнія, относя голосѣмныя къ цвѣтковымъ растеніямъ. Естественная система не должна, однако, считаться съ общепризнанными взглядами, какъ бы глубоко они ни вкоренились въ наши воззрѣнія и привычки; естественная система должна лишь считаться съ фактами палеонтологіи, эмбриологіи, анатоміи и сравнительной морфологіи, а эти факты убѣдительно и краснорѣчиво повѣствуютъ намъ, въ особенности въ послѣдніе годы, что голосѣмныя — растенія архегоніатныя, а не цвѣтковыя еще.

Лотси¹⁾ въ своихъ увлекательно-составленныхъ лекціяхъ о происхожденіи растительнаго царства, въ которыхъ онъ излагаетъ основы естественной системы растений по даннымъ сравнительной морфологіи, эмбриологіи, анатоміи и палеонтологіи, дѣлитъ всѣ кормофитныя растенія (въ смыслѣ Веттштейна) на два отдѣла: *Cormophyta zoidogamia* и *C. siphonogamia*. Къ первымъ онъ относитъ мхи, папоротникообразныя, птеридоспермовыя и изъ голосѣмныхъ: цикадовые, беннеттитовыя, кордаитовыя и гинкговыя (*Cycadinae*, *Bennettitinae*, *Cordaitinae* и *Ginkgoinae*), тогда какъ хвойныя и хвойниковыя (*Coniferae* и *Gnetinae*) относятся имъ вмѣстѣ съ покрытосѣмными къ *Cormophyta siphonogamia*. Это уже значительный шагъ впередъ въ смыслѣ установленія естественной системы.

Но, мнѣ кажется, пора сдѣлать окончательный и рѣшительный шагъ, отдѣливъ всѣ голосѣмныя отъ цвѣтковыхъ растеній и причисливъ ихъ къ архегоніатнымъ растеніямъ.

По моему мнѣнію, самое естественное раздѣлить все растительное царство на слѣдующія четыре основныхъ группы или ступени развитія:

1. **Amoeboideae**²⁾. Одноклѣтныя организмы или сливающиеся изъ многихъ голыхъ клѣтокъ въ пласмодіи. Размножаются при помощи амѣбоидовъ. Полового акта безусловно нѣтъ.

1) J. P. Lotsy. Vorträge über botanische Stammesgeschichte, gehalten an der Reichsuniversität zu Leiden. Zweiter Band. Jena. 1909.

2) См. проф. Х. Я. Гоби. О группѣ *Amoeboideae*, предшествующей хифомицетнымъ грибамъ. (Труды СПб. Общ. Ест. Т. XV. 1884).

II. Oogoniatae. Одноклѣтныя или многоклѣтныя растенія, образующія слоевища, безъ дѣленія на стебель и листь. Разнообразное бесполое размноженіе одноклѣтными спорами. Половое размноженіе или изогамное, или оогамное, при чемъ женскіе половые органы одноклѣтны. Нѣтъ правильнаго чередованія поколѣній — безполага и полового (водоросли). У формъ производныхъ половой актъ утерянъ (у грибовъ, бактерій).

III. Archegoniatae. Формы многоклѣтныя, кормофитныя, съ дѣленіемъ, по крайней мѣрѣ, на стебли и листья, а у высшихъ архегоніатъ существуютъ и корни. Правильное чередованіе поколѣній — безполага и полового. Постепенное развитіе и усовершенствованіе безполага поколѣнія съ образованіемъ безполыхъ споръ тетрадами изъ ткани археспорія. Постепенное угнетеніе и атрофія полового поколѣнія, но съ образованіемъ женскаго полового органа многоклѣтнаго, въ видѣ архегонія (корпускулы — у голосѣменныхъ).

IV. Anthophytæ. Цвѣтковыя растенія. Сложно-развитыя кормофитныя растенія съ дѣленіемъ растительнаго тѣла на стебель, корень и листья. Чередованія поколѣній не имѣется, ибо половое поколѣніе редуцировано до послѣдней степени и слилось съ безполымъ поколѣніемъ. Размноженіе при помощи цвѣтка, представляющаго метаморфозированный листостебельный побѣгъ съ опредѣленной послѣдовательностью сверху внизъ макроспоролистиковъ, микроспоролистиковъ и листьевъ цвѣточнаго покрова. Женскій половой органъ въ видѣ яйца съ синергидами въ зародышевомъ мѣшкѣ.

Эта 4-я высшая группа растений, куда, по моему мнѣнію, относятся лишь покрытосѣмныя растенія, и которая одна, съ моей точки зрѣнія, заслуживаетъ названія растений цвѣтковыхъ, и составитъ предметъ предлагаемаго вашему вниманію курса цвѣтковыхъ растений съ филогенетической точки зрѣнія. Изъ голосѣменныхъ мы остановимся подробнѣе только на нѣкоторыхъ типахъ, которые понадобятся намъ для уясненія происхожденія покрытосѣмныхъ растений.

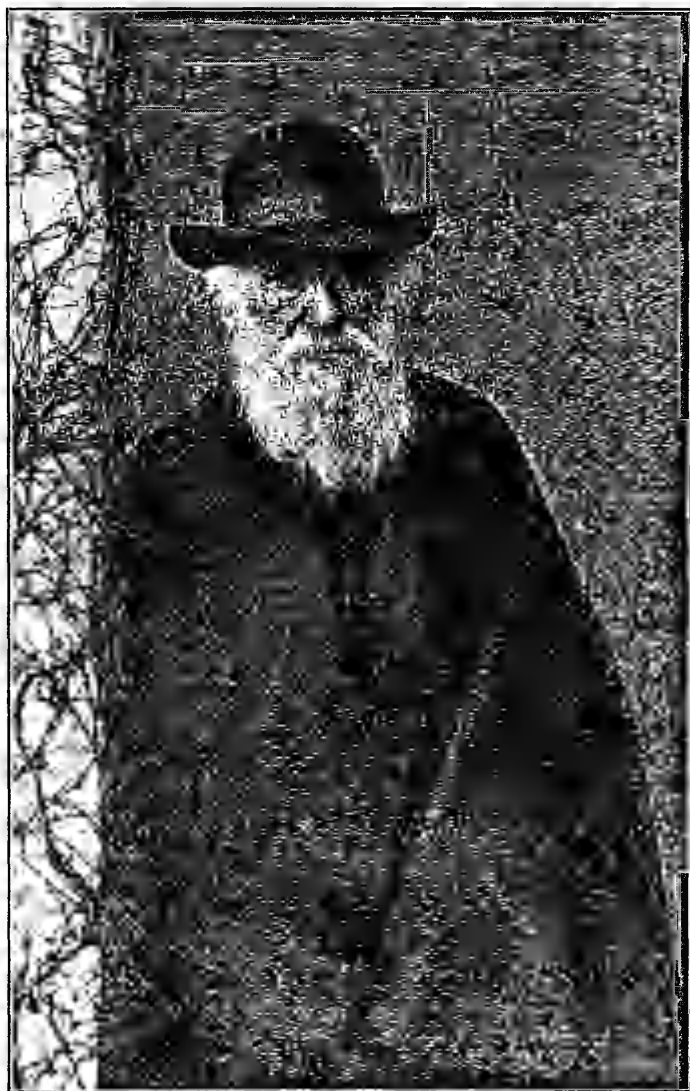
Лекція вторая.

Переходъ отъ тайнобрачныхъ къ явнобрачнымъ: женское половое поколѣніе.

Вамъ, конечно, хорошо извѣстно, какое огромное вліяніе на современное развитіе естествознанія имѣло замѣчательное произведеніе Чарльса Дарвина „О происхожденіи видовъ“, появившееся въ 1859 году. Я не буду излагать здѣсь содержанія этой книги, произведшей цѣлый переворотъ въ наукѣ, сдѣлавшейся основой современнаго міросозерцанія. Достаточно напомнить вамъ лишь основную идею дарвиновскаго ученія, заключающуюся въ томъ, что органическій міръ на земномъ шарѣ обнаруживаетъ замѣчательное единство въ своемъ строеніи, и что различные организмы связаны между собою узами родства, являясь результатомъ постепеннаго развитія болѣе простыхъ родоначальныхъ формъ въ формы болѣе сложныя, путемъ усовершенствованія и приспособленія къ окружающимъ условіямъ существованія.

Эта основная идея ученія Дарвина весьма быстро встрѣтила полное признаніе и въ области зоологіи, и въ области ботаники вслѣдствіе того, что ко времени появленія въ свѣтъ книги Ч. Дарвина о происхожденіи видовъ, и въ зоологіи, и въ ботаникѣ накопилась такая масса фактическихъ, точно изученныхъ данныхъ, которыя не могли быть логически объяснены съ точки зрѣнія господствующей до Дарвина идеи постоянства видовъ, но которыя весьма хорошо объяснялись идеей постепенной эволюціи органическаго міра изъ формъ простѣйшихъ, болѣе примитивныхъ. И

морфологія растений и животныхъ, и ихъ сравнительная анатомія и эмбріологія, и данныя палеонтологіи и географическаго распространенія организмовъ на земномъ шарѣ, все



Ch. Darwin

Рис. 12. Чарльсъ Дарвинъ (1809—1882).

это связывалось въ одно стройное цѣлое, освѣщенное идеей постепенной эволюціи органическаго міра изъ формъ простѣйшихъ, а систематика животныхъ и растений, при свѣтѣ дарвиновскаго ученія, получила новыя задачи — возсоздать постепенный ходъ эволюціи органическаго міра на землѣ. Скучныя, сухія задачи простой классификаціи животныхъ и растений, съ цѣлью болѣе удобнаго, болѣе легкаго разсмотрѣнія и запоминанія всѣхъ многообразныхъ формъ органическаго міра, должны были отойти на второй планъ, и на мѣсто утилитарной классификаціи, систематика растений и животныхъ должна была поставить себѣ въ дальнѣйшемъ широкую заманчивую задачу философскаго направленія — выясненіе филогенетическаго родства организмовъ, населяющихъ земной шаръ.

Филогенетическое направленіе въ области систематики нашло свой *raison d'être* лишь послѣ установленія Дарвиномъ эволюціонной идеи, однако фактически возникло оно еще до Дарвина, до его капитальнаго труда „О происхожденіи видовъ“.

Одно изъ выдающихся явленій въ этомъ отношеніи представляетъ замѣчательное сочиненіе Вильгельма Гофмейстера (см. рис. 13), появившееся въ 1851 году и озаглавленное: „Vergleichende Untersuchungen der Keimung, Entfaltung und Fruchtbildung höherer Kryptogamen und die Samenbildung der Coniferen“.

Въ этомъ сочиненіи выдающійся изслѣдователь прошлаго столѣтія, Вильгельмъ Гофмейстеръ, изучая исторію развитія мховъ, папоротникообразныхъ и голосѣменныхъ, устанавливаетъ постепенный переходъ отъ такъ наз. тайнобрачныхъ или споровыхъ растений къ растениямъ явнобрачнымъ или цвѣтковымъ и яркими штрихами рисуетъ единство плана строенія всѣхъ высшихъ растений, начиная съ мховъ и кон-



Рис. 13. Вильгельмъ Гофмейстеръ (1824—1877).

чая цвѣтковыми растеніями, а слѣдовательно, устанавливаетъ ихъ филогенетическое родство.

Всѣ изслѣдованные Гофмейстеромъ типы растеній (мхи, папоротники, хвощи, плауны и голосѣмные) прежде всего обнаруживаютъ б. и. м. ясно выраженное такъ наз. чередованіе поколѣній; всѣ эти растенія, въ теченіе своего развитія, постепенно проходятъ двѣ правильно чередующіяся другъ съ другомъ стадіи развитія: стадію развитія безполога спорообразующаго поколѣнія и стадію развитія поколѣнія полового, образующаго многокѣтные половые органы, такъ наз. антеридіи (мужскіе половые органы) и архегоніи (женскіе половые органы).



Рис. 14. *Anthoceros gracilis* — печеночный мохъ. А. Растеньице съ 4-мя вскрывшимися спорогоніями, въ натуральную величину (по Reichenow).

У мховъ то, что мы называемъ собственно мхомъ, представляетъ растеньице, состоящее изъ стебля и листьевъ, которое и есть половое поколѣніе мха. Большинство листостебельныхъ мховъ и многіе высшіе печеночные мхи въ теченіе своего полового поколѣнія являются сравнительно довольно высоко-развитыми кормофитными растеніями; низшіе печеночные мхи въ теченіе полового своего поколѣнія представлены слоевищами, слоевцовыми растеньицами (см. рис. 14), безъ дифференцировки тѣла ихъ на стебель и листья, или съ слабыми лишь намеками на такое морфологическое расчлененіе.

Какъ бы то ни было, является ли мохъ въ видѣ нерасчлененнаго или слабо дифференцированнаго слоевцоваго растеньица, или въ видѣ болѣе высоко развитого листостебельнаго кормофитнаго растенія — то и другое представляетъ половое поколѣніе мховъ, размножающееся при помощи сложныхъ половыхъ органовъ — антеридіевъ и архегоніевъ. Антеридіи у мховъ имѣютъ видъ многокѣтныхъ мѣшковидныхъ органовъ (см. рис. 15, С), наружный слой кѣтокъ которыхъ образуетъ стѣнку антеридіи (*w*), а внутреннія б. ч. многочисленныя кѣтки являются материнскими кѣтками (*M*) живчиковъ или сперматозоидовъ, голыхъ, снабженныхъ жгутиками, подвижныхъ протопластовъ (*D*), играю-

щихъ роль оплодотворяющихъ элементовъ и свободно плавающихъ при помощи жгутиковъ въ водѣ (въ каплѣ дождя, росы), послѣ освобожденія ихъ изъ мѣшковидныхъ антеридіевъ.

Женскій половой органъ мховъ — архегоній (см. рис. 16). Онъ имѣетъ видъ колбочки или бутылочки съ расширенной нижней частью, называемой брюшкомъ, и верхней суженой частью — шейкой. Многоклетный органъ этотъ состоитъ обычно изъ одного слоя клетокъ, образующихъ стѣнку брюшка и шейки архегонія (*hw*), и изъ осевыхъ клетокъ, заклю-



Рис. 15. Антеридій мха (*Marchantia polymorpha*): *C* — зрѣлый антеридій; *M* — материнскія клетки сперматозоидовъ; *w* — оболочка антеридія; *st* — его ножка; *D* — живчики или сперматозоиды.



Рис. 16. Архегоній мха (*Phascum cuspidatum*), по Гофмейстеру. А — молодой архегоній; В — зрѣлый архегоній; *st* — ножка архегонія; *o* — яйцеклетка; *hw* — клетки стѣнки архегонія; *hc* — шейныя канальцевыя клетки.

ченныхъ среди этихъ послѣднихъ (см. рис. 16, А); при этомъ въ брюшкѣ архегонія имѣется сначала всего одна осевая клетка, дѣлящаяся затѣмъ на двѣ: крупную нижнюю клетку, образующую яйцо или яйцеклетку (*o*) архегонія, и мелкую верхнюю клеточку, отдѣляющуюся отъ яйца архегонія и представляющую такъ наз. брюшную канальцевую клеточку. Въ шейкѣ архегонія мховъ имѣется цѣлый рядъ осевыхъ клетокъ, образующихъ шейныя канальцевыя клеточки (*hc*). Оболочки канальцевыхъ клетокъ, при созрѣваніи архегонія, ослизняются, сами клетки эти резорбируются, и каналецъ шейки архегонія заполняется слизью; верхнія шейныя клетки (ея стѣнки) ко времени созрѣванія архегонія разступаются, образуя отверстіе (см. рис. 16, В), ведущее черезъ шейку архегонія къ его брюшку и къ содержанию послѣдняго, къ яйцеклеткѣ. Изъ образовавшагося отверстія выступаетъ слизь, заполняющая каналецъ архегонія,

ведущее черезъ шейку архегонія къ его брюшку и къ содержанию послѣдняго, къ яйцеклеткѣ. Изъ образовавшагося отверстія выступаетъ слизь, заполняющая каналецъ архегонія,

и слизь эта хемотактически привлекаетъ къ архегонію плавающие въ каплѣ воды живчики или антерозоиды, которые черезъ шейку послѣдняго проникаютъ до яйцеклѣтки и про-

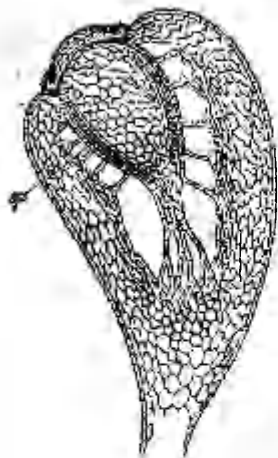


Рис. 17. Спорогоніи мха (*Funaria hygrometrica*) съ верхней частью ножки; *sp* — спорообразующая ткань или археспоріи (по Саксу).

изводятъ оплодотвореніе послѣдней, причемъ ядро живчика сливается съ ядромъ яйцеклѣтки, а протоплазма его съ протоплазмой послѣдней. По оплодотвореніи голаго яйца архегонія, послѣднее одѣвается тонкой целлюлезной оболочкой, вскорѣ приступаетъ къ послѣдовательнымъ, весьма правильнымъ дѣлениямъ, и изъ него мало-по-малу вырастаетъ второе бесполое поколѣніе мха, размножающееся безполыми спорами, образующимися въ спорангіяхъ путемъ четвертованія. Это бесполое поколѣніе мховъ, представленное спорогоніемъ на ножкѣ (см. рис. 17), остается въ связи съ произведшимъ его материнскимъ половымъ растеніемъ и живетъ насчетъ него паразитически. О бесполомъ поколѣніи мховъ и его

морфологическомъ значеніи мы скажемъ нѣсколько подробнѣе впослѣдствіи, теперь обратимся къ папоротникамъ.

У папоротниковъ половое поколѣніе представлено весьма слабо развитымъ редуцированнымъ растеніемъ — такъ наз. проросткомъ или проталліумомъ (см. рис. 18), маленькимъ слоевцовымъ растеніемъ, напоминающимъ отчасти слоевище печеночныхъ мховъ (напр. *Anthoceros*) (см. рис. 19 и рис. 14, на стр. 24), но еще болѣе редуцированнымъ.

Самъ же папоротникъ съ его сложнымъ морфологическимъ строеніемъ, гораздо болѣе совершеннымъ, чѣмъ у мховъ, есть поколѣніе бесполое, спорообразующее. Проталліумъ папоротниковъ (рис. 18), подобно половому поколѣнію мховъ,



Рис. 18. Проростокъ папоротника снизу; *a, a* — архегоніи; *b, b* — антеридии.

образуетъ половые органы — архегоніи (а) и антеридии (b), построенные въ общемъ по тому же типу, какъ у мховъ, но являющіеся, по сравненію съ мхами, органами, хотя и многоклѣтными, но болѣе упрощенными. Архегоніи папоротниковъ (см. рис. 20) представляютъ такія же колбовидныя образования, состоящія изъ брюшка и шейки, какъ и у мховъ; но шейка архегонія папоротниковъ короче таковой же шейки у мховъ, состоитъ изъ меньшаго количества какъ клѣтокъ, образующихъ стѣнку шейки (hw), такъ и шейныхъ канальцевыхъ клѣтокъ (hc). Брюшко архегонія папоротниковъ, въ противоположность брюшку архегонія мховъ, погружено въ ткань проталліума, тогда какъ у мховъ брюшко архегонія свободно и часто сидитъ даже на особой многоклѣтной ножкѣ (см. st на рис. 16, B). Въ брюшкѣ архегонія папоротниковъ находятся тѣ же двѣ клѣтки, какъ у мховъ: крупная голая яйцеклѣтка (см.



Рис. 19. *Anthoceros gracilis*. B. Часть слоевища съ вскрывшимся спороніемъ; посрединѣ колумелла, у основанія споронія — влагалище ($\frac{4}{1}$). (По Reichardt'y).



Рис. 20. Архегоніи папоротниковъ; hw — стѣнка архегонія; hc — шейная канальцевая клѣтка; oo — яйцеклѣтка.

рис. 20, oo) и брюшная канальцевая клѣтка. Оплодотворение у папоротниковъ происходитъ также, какъ у мховъ, при помощи живчиковъ, проникающихъ въ брюшко архегонія къ яйцеклѣткѣ черезъ ослизненный каналъ архегоніальной шейки. Послѣ оплодотворенія яйца архегонія, послѣднее окружается тонкой целлюлезной оболочкой, правильно дѣлится и мало-по-малу развивается сначала въ зародышъ, а затѣмъ и въ безполое спорообразующее поколѣніе папоротника, каковымъ и является, какъ вы, конечно, хорошо знаете, самъ папоротникъ съ его сильно расчлененной морфологической и анатомической структурой. Также какъ и у мховъ, безполое поколѣніе папоротниковъ, развиваясь изъ

папоротника, каковымъ и является, какъ вы, конечно, хорошо знаете, самъ папоротникъ съ его сильно расчлененной морфологической и анатомической структурой. Также какъ и у мховъ, безполое поколѣніе папоротниковъ, развиваясь изъ

оплодотвореннаго яйца, вначалѣ связано органически съ произведшимъ его материнскимъ растеніемъ — половымъ поколѣніемъ, предросткомъ, и живетъ на немъ паразитически (см. рис. 21). Но у мховъ паразитный образъ жизни безполаго



Рис. 21. Молодой папоротникъ съ предросткомъ, на которомъ онъ возникъ; а — первый листъ; о — корень.

поколѣнія на половомъ остается на всю жизнь, у папоротниковъ такое паразитическое состояніе безполаго поколѣнія продолжается не долго; вскорѣ молодой папоротникъ развиваетъ первые корни свои (рис. 21, б), которые проникаютъ въ землю, и первые листья-вайи (рис. 21, а), способные къ самостоятельному фотосинтезу, и тогда безполое поколѣніе папоротника, иначе говоря, самъ папоротникъ, переходитъ къ самостоятельному образу жизни, а произведшее его половое растеніе разрушается и сгниваетъ. Максимумъ развитія у папоротниковъ достигаетъ безполое поколѣніе, ведущее затѣмъ продолжительный самостоятельный образъ жизни. У мховъ наибольшаго развитія и самостоятельно-сти достигаетъ лишь половое поколѣніе, безполое же поколѣніе представляетъ несамостоятельное паразитное растеніе, состоящее изъ спорогонія на ножкѣ (см. рис. 17, на стр. 26 и рис. 19, на стр. 27), и, по Челяковскому, гомологичное спорообразующему листу папоротниковъ, сидящему на короткомъ стебелькѣ.

Мы только что видѣли, что, въ противоположность мхамъ, и само половое поколѣніе папоротниковъ, и его женскій половой органъ — архегоній — являются хотя и гомологичными соответствующимъ образованиямъ мховъ, но редуцированными; редукція эта сказывается и въ мужскихъ половыхъ органахъ папоротниковъ —

поколѣнія на половомъ остается на всю жизнь, у папоротниковъ такое паразитическое состояніе безполаго поколѣнія продолжается не долго; вскорѣ молодой папоротникъ развиваетъ первые корни свои (рис. 21, б), которые проникаютъ въ землю, и первые листья-вайи (рис. 21, а), способные къ самостоятельному фотосинтезу, и тогда безполое поколѣніе папоротника, иначе говоря, самъ папоротникъ, переходитъ къ самостоятельному образу жизни, а произведшее его половое растеніе разрушается и сгни-

ваетъ. Максимумъ развитія у папоротниковъ достига-

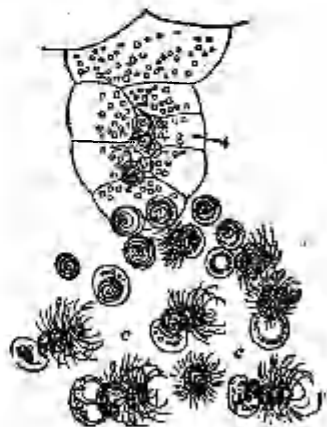


Рис. 22. Лопнувшій антеридій папоротника; б — стѣнка антеридія; в — живчики или антерозоиды.

въ антеридіяхъ (см. рис. 22). Антеридіи папоротниковъ и вообще папоротникообразныхъ довольно разнообразнаго устройства, но основной планъ ихъ строения такой же, какъ у мховъ, только у папоротникообразныхъ, какъ мы увидимъ далѣе, антеридій подвергся б. и. м. сильному упрощенію. Антеридіи у нихъ либо сидячіе, либо погруженные въ ткань предростка, и материнскихъ клѣтокъ сперматозоидовъ у нихъ меньше, чѣмъ у мховъ. Какъ и у мховъ, антеридии папорот-



Рис. 23. *Osmunda regalis* L. въ болотѣ, бл. Адлера (Черноморской губ.)
(по фотографіи Ю. Н. Воронова).

никовъ представляютъ мѣшковидные органы, шаровидной или удлиненной формы, состоящіе изъ одного слоя клѣточекъ, образующихъ стѣнку антеридія (рис. 22, *b*), и изъ большаго или меньшаго количества материнскихъ клѣтокъ сперматозоидовъ. Если на антеридій попадетъ капля воды, стѣнка его лопається, а оболочки материнскихъ клѣтокъ сперматозоидовъ расплываются, и спирально завитые сперматозоиды (рис. 22, *c*, *e*) освобождаются и разбѣгаются въ разныя стороны.

Мы познакомились выше съ строеніемъ архегоніи папоротниковъ и видѣли, что архегоніи ихъ построены по типу архегоніевъ мховъ, только имѣетъ нѣсколько упрощенное

строеніе, по сравненію съ послѣдними. Исторію развитія архегонія папоротниковъ можно прослѣдить на примѣрѣ развитія архегонія у *Osmunda* (см. рис. 23). Это развитіе происходитъ слѣдующимъ образомъ (см. рис. 24): одна изъ клѣтокъ нижней поверхности предростка дѣлится и даетъ три клѣтки, лежащія одна надъ другой (фиг. а); изъ нихъ нижняя (основная клѣтка) принимаетъ участіе въ образованіи брюшной части архегонія, верхняя клѣтка (фиг. б, с) дѣлится крестъ-на-крестъ и распадается на 4 клѣтки, лежащихъ въ од-

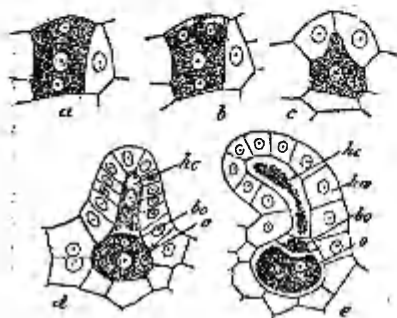


Рис. 24. Развитіе архегонія папоротника (а, б, с, d — у *Osmunda*, е — у *Pteridium*): о — яйцеклѣтка, bc — брюшная канальцевая клѣтка, hc — стѣнка шейки, hc — шейная канальцевая клѣтка и каналъ шейки (по Задебеку).

ной плоскости; эти клѣтки дѣлятся потомъ поперечными перегородками и образуютъ 4—6 рядовъ клѣтокъ, т. е. шейку архегонія (фиг. d, e—hw), средняя же клѣтка дѣлится на 2, лежащія одна надъ другой клѣтки (фиг. e), изъ которыхъ верхняя даетъ начало канальцевой клѣткѣ шейки архегонія (фиг. d, e—hc), тогда какъ нижняя центральная клѣтка, дѣлясь въ свою очередь (фиг. d, e), даетъ начало брюшной канальцевой (bc) клѣткѣ и яйцеклѣткѣ (о).

Къ папоротникообразнымъ, кромѣ папоротниковъ собственно, относятся еще хвощи и плауновыя, а также цѣлый рядъ типовъ вымершихъ, извѣстныхъ лишь въ ископаемомъ состояніи. Ихъ половое поколѣніе представлено также весьма слабо развитыми предростками или проталліумами. Если у большинства папоротниковъ предростокъ имѣетъ видъ маленькаго зеленого, б. ч. однослойнаго сердцевиднаго слоевища (см. рис. 18, на стр. 26, и рис. 21, на стр. 28), то у нѣкоторыхъ папоротниковъ (наприм., у *Ophioglossaceae*, см. рис. 25) и у многихъ плауновыхъ предростки имѣютъ видъ небольшихъ подземныхъ безхлорофильныхъ клубеньковъ, ведущихъ сапрофитный образъ жизни. У хвощей предростки или половое поколѣніе раздѣльнополюе, и на однихъ изъ предростковъ хвощей развиваются лишь антеридіи, на другихъ же одни архегоніи. Въ общемъ, чередованіе поколѣній, упрощенное

устройство полового поколѣнія и сильное морфологическое расчленение поколѣнія безполаго или спорообразующаго въ одинаковой мѣрѣ свойственно почти всѣмъ папоротникообразнымъ — папоротникамъ, хвощамъ и плауновымъ, а равно и ископаемымъ типамъ папоротникообразныхъ. Только у нѣкоторыхъ болѣе высоко развитыхъ папоротникообразныхъ мы замѣчаемъ еще большее упрощеніе половыхъ органовъ, выражающееся, на примѣръ, въ еще большемъ погруженіи архегонія въ ткань предростка, въ болѣе укорачиваніи шейки архегонія, въ меньшемъ коли-

чествѣ образующихся въ антеридіяхъ сперматозоидовъ.

Такого наибольшаго упрощенія какъ самаго полового поколѣнія, такъ и половыхъ его органовъ, достигаютъ папоротникообразныя въ лицѣ такъ наз. разнospоровыхъ папоротникообразныхъ.

Разнospоровыи папоротнико-

образными называются такія папоротникообразныя растенія, которыя въ безполомъ своемъ поколѣніи приносятъ двоякаго рода споры (см. рис. 26): макроспоры (*M*) или женскія крупныя споры, образующіяся въ макроспорангіяхъ въ небольшомъ количествѣ или даже въ количествѣ одной всего

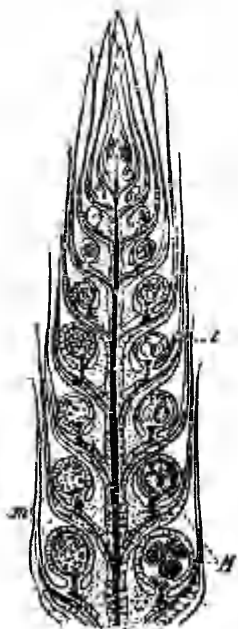


Рис. 26. Колосокъ плауновыхъ — *Selaginella* (по Саксу): онъ состоитъ изъ макроспоролистиковъ съ макроспорангіями (*M*) и микроспоролистиковъ съ микроспорангіями (*m*); *l* — ligula.

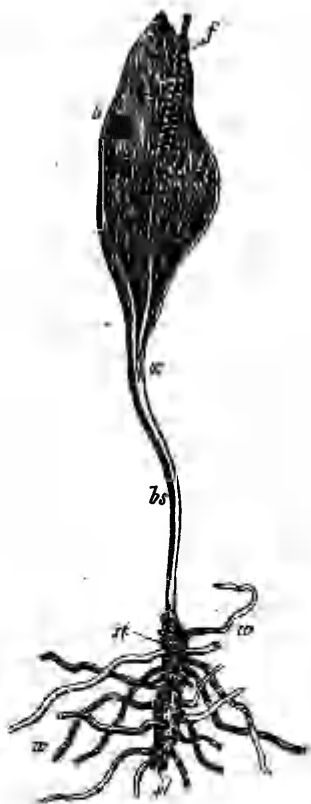


Рис. 25. *Ophioglossum vulgatum*, въ естественную величину: *w* — корни, *st* — стебель, *bs* — листовая черешекъ, *x* — мѣсто вѣтвленія листьевъ на безплодную пластинку (*b*) и спороносный колосокъ (*f*).

споры, и микроспоры (*m*) или мелкія мужскія споры, образующіяся обыкновенно въ большемъ количествѣ въ микроспорангіяхъ, путемъ четвертованія; при прорастаніи микроспоръ у растений этихъ образуются весьма зачаточные мужскіе предростки съ весьма упрощенными антеридіями, образующими очень ограниченное количество живчиковъ; при прорастаніи макроспоръ образуются также весьма зачаточные женскіе

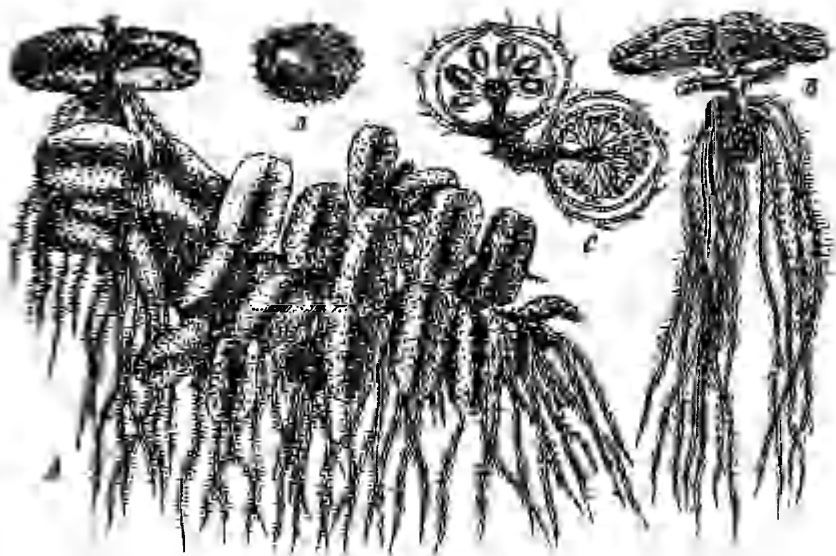


Рис. 27. *Salvinia natans*: А — все растение, въ естеств. величину. В — часть растения съ двумя плавающими листьями и однимъ подводнымъ корневищемъ съ спорокарпиемъ. С — продольный разрѣзъ двухъ спорокарпиевъ съ макро- и микроспорангіями. D — поперечный разрѣзъ спорокарпия (по Б и ш о ф ф у).

предростки съ небольшимъ количествомъ редуцированных архегоніевъ; иногда число такихъ архегоніевъ на одномъ женскомъ заросткѣ падаетъ всего до одного архегонія.

Въ настоящее время на земномъ шарѣ существуетъ очень ограниченное количество разноспоровыхъ папоротникообразныхъ, но въ прежнія геологическія времена разноспоровыя несомнѣнно существовали въ разнообразныхъ формахъ и типахъ и играли значительную роль въ составѣ растительности давно прошедшихъ вымершихъ флоръ.

Среди нынѣ живущихъ папоротникообразныхъ типъ разноспоровыхъ мы встрѣчаемъ, наприм., въ подклассѣ *Hydro-*

pterides или водяныхъ папоротниковъ, куда относятся всего 2 сем.: *Salviniaceae* (съ олиготипными родами *Salvinia* — см. рис. 27 и *Azolla*) и *Marsileaceae* (тоже съ олиготипными родами *Marsilea* — см. рис. 28 и *Pilularia*).

Хвощи нынѣ представлены на земномъ шарѣ лишь односпоровыми папоротникообразными, но въ каменноугольномъ періодѣ и вообще въ палеозоѣ, существовало немало разноспоровыхъ хвощевыхъ, представленныхъ въ тѣ далекія отъ насъ времена разнообразными формами и, по крайней мѣрѣ, двумя семействами вымершихъ разноспоровыхъ хвощевыхъ.

Разноспоровыя плауновыя представлены нынѣ двумя лишь семействами: небольшимъ сем. *Isoëtaceae* (см. рис. 29), которое новѣйшими систематиками выдѣляется даже въ особую самостоятельную группу изъ плауновыхъ, и довольно обширнымъ сем. *Selaginellaceae*, насчитывающимъ въ себѣ до 300—400 видовъ рода *Selaginella* (см. рис. 26, на стр. 31), обитающихъ главнымъ образомъ въ тропическихъ странахъ.

Но въ ископаемомъ состояніи разноспоровыя плауновыя встрѣчаются гораздо чаще, и этотъ типъ разноспоровыхъ папоротникообразныхъ игралъ въ свое время выдающуюся роль въ растительномъ покровѣ земного шара. Огромные древовидные лепидодендроны (*Lepidodendraceae*) (см. рис. 30), встрѣчающіеся въ ископаемомъ состояніи, начиная съ нижняго девона и кончая верхне-каменноугольными отложениями; также древовидныя *Sigillariaceae*, встрѣчающіяся преимущественно въ средне-каменноугольныхъ отложенияхъ; наконецъ, тоже палеозойскія

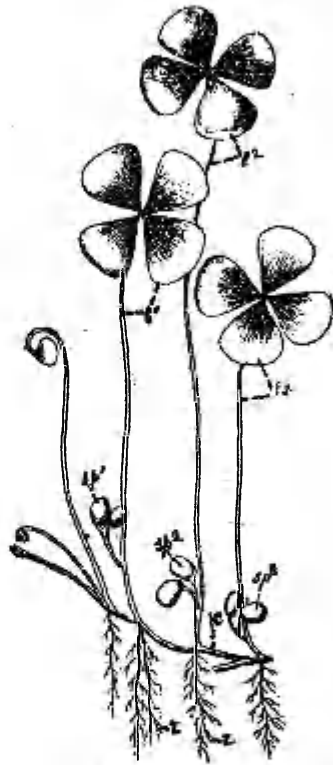


Рис. 28. *Marsilea quadrifolia*: *k* — корневище, *r* — корни, *b*¹, *b*², *b*³ — вегетативная часть плодущихъ листьевъ; *sp*¹, *sp*², *sp*³ — спороносная часть плодущихъ листьевъ (спорокаріи) (по Ветштейну).

травянистыя, съ мутовчатыми клиновидными листьями, имѣвшими одинаковыя вильчато-вѣтвившіяся жилки, *Sphenophyllaceae* (см. рис. 31) — все это были многочисленныя, нынѣ давнымъ давно уже вымершія разноспоровыя папоротникообразныя, жившія на земномъ шарѣ въ палеозойскую эру. Многія изъ этихъ вымершихъ формъ имѣли гигантскіе размѣры и спорангіи совершенно необычайной для настоящаго времени величины; наприм., у *Lepidodendraceae* мужскіе спорангіи (см. рис. 30, фиг. 4, s) достигали до 2 сантим. длины.



Рис. 29. *Isoetes lacustris* въ натуральную величину.

Такимъ образомъ нынѣ живущія разноспоровыя папоротникообразныя представляютъ лишь жалкіе остатки нѣкогда сильно развито-го типа разноспоровыхъ архегоніатныхъ растений, представляю-

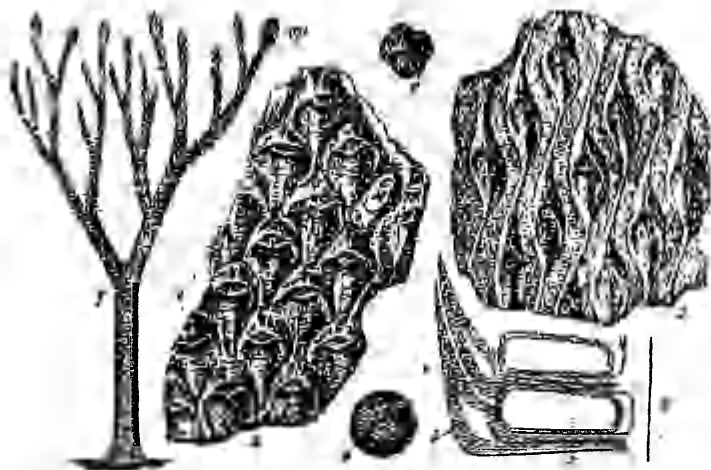


Рис. 30. *Lepidodendraceae*. Фиг. 1 — реставрація растенія съ плодущими колосками (*sp.*), сильно уменьшено. Фиг. 2 — *Lepidodendron Volkmanianum*, кусокъ поверхности стебля съ листовыми рубцами, уменьш. Фиг. 3 — *L. Veltheimii*, кусокъ поверхности стебля съ листовыми рубцами, уменьшено. Фиг. 4 — шлифъ двухъ споролистиковъ (*b*) *Lepidostrobus*, съ спорангіями (*s*), увелич. (по Гукеру). Фиг. 5 — макроспора, фиг. 6 — микроспоры *Lepidostrobus*, увелич. (по Шимперу).

сихъ связующее звѣно между папоротникообразными и голосѣменными. Изученіе способовъ развитія макро- и микро-спorangievъ, макро- и микроспоръ, равно какъ изученіе дальнѣйшаго развитія въ особенности макроспоръ и образующихся изъ послѣднихъ женскихъ предростковъ и редуцированных архегоніевъ нынѣ живущихъ немногочисленныхъ гетероспоровыхъ папо-

ротникообразныхъ позволило Гофмейстеру заполнить ту глубокую пропасть, которая до работъ Гофмейстера существовала между папоротникообразными и голосѣменными, и показать постепенный переходъ отъ папоротникообразныхъ къ голосѣменнымъ. Въ новѣйшее время выдающимися работами нашего русскаго ученаго Бѣляева эта пропасть между папоротникообразными и голосѣменными, наполовину засыпанная Гофмей-

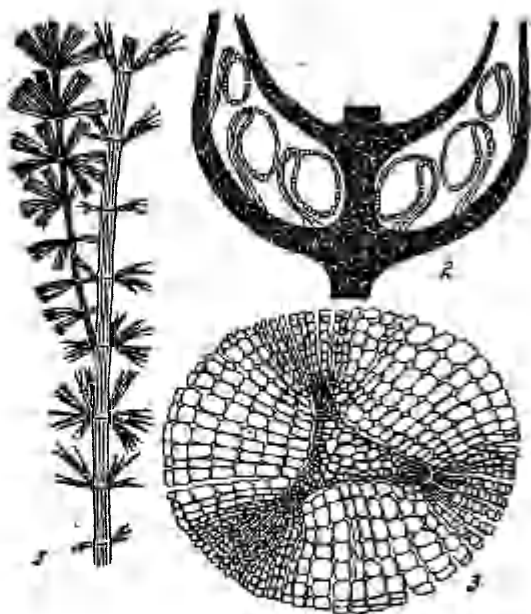


Рис. 31. *Sphenophyllaceae*. Фиг. 1 — часть *Sphenophyllum cuneifolium* (по Цейллеру). Фиг. 2 — схематический продольный разрѣзъ части колоска того-же растенія (по Потонье). Фиг. 3 — поперечный разрѣзъ древесной части стебля *Sph. plurifoliatum* (по Вильямсону и Скотту).

стеромъ, окончательно и блестяще заполнена. благодаря изученію микроспоръ, мужскихъ заростковъ и антеридіевъ этихъ растений. Бѣляевъ своими изслѣдованіями надъ мужскими половыми органами разнospоровыхъ папоротникообразныхъ, голосѣменныхъ и покpтосѣменныхъ показалъ, что въ этомъ отношеніи переходъ между такъ наз. тайнобрачными и явнобрачными еще болѣе постепенный, еще болѣе полный, чѣмъ относительно женскихъ половыхъ органовъ и женскаго полового поколѣнія, какъ показалъ Гофмейстеръ еще въ половинѣ прошлаго столѣтія.

Сущность изслѣдованія Гофмейстера надъ разноспоровыми папоротникообразными сводится къ тому, что макро- и микроспоры этихъ растений, прорастая, даютъ крайне зачаточные раздѣльнополые предростки, почти цѣликомъ остающіеся внутри производящихъ ихъ споръ или выдающіеся изъ такихъ лишь б. и. м. незначительной своей частью. У нѣкоторыхъ изъ разноспоровыхъ папоротникообразныхъ женскіе предростки частью зеленые и выдаются изъ макроспоръ при прорастаніи послѣднихъ верхней своей частью (наприм., у *Salvinia*) (см. рис. 32); у другихъ же разноспоровыхъ (у разноспоровыхъ плауновыхъ) женскіе предростки почти цѣликомъ остаются въ макроспорѣ при ея прорастаніи и б. и. м. лишены зеленой окраски (см. рис. 33). У нѣкоторыхъ изъ гетероспоровыхъ папоротниковъ образуется на женскомъ предросткѣ всего одинъ архегоній. У разноспоровыхъ плауновыхъ б. ч. образуется нѣсколько архегоніевъ, но архегонии эти еще болѣе редуцированы, чѣмъ у односпоровыхъ папоротникообразныхъ, и погружены въ ткань предростка не только брюшной своей частью, но и шейной (см. рис. 34).

Если мы отъ папоротникообразныхъ перейдемъ къ отдѣлу такъ наз. явноточныхъ растений, то среди послѣднихъ мы можемъ различить двѣ основныхъ группы: голосѣмные и покрытосѣмные растения. Голосѣмные растения безусловно стоятъ гораздо ближе къ растениямъ папоротникообразнымъ, чѣмъ растения покрытосѣмные. Изученіе голосѣмныхъ, въ частности нынѣ живущихъ хвойныхъ, показало Гофмейстеру, что то, что мы обычно

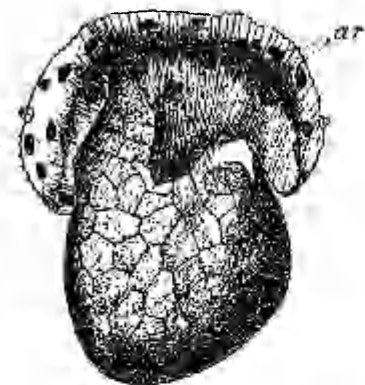


Рис. 32. Женскій предростокъ *Salvinia natans*: ar — архегоніи (по Прингсгейму).



Рис. 33. Макроспора *Selaginella*. B — прорастающая макроспора: f — проталлумъ, ae — архегоніи, s — оболочка макроспоры (по Пфефферу).

венно подразумѣваемъ подъ именемъ нашихъ хвойныхъ деревьевъ (см. рис. 35) — сосенъ, елей, пихтъ и т. д., есть безполое поколѣніе этихъ растений, соответствующее безполуму поколѣнію разноспоровыхъ папоротникообразныхъ; подобно послѣднимъ, и голосѣмненныя являются растениями разноспоровыми, обладающими микро- и макроспорами. Микроспорамъ у голосѣмненныхъ соответствуетъ пыльца, макроспорамъ же — зародышевые мѣшки ихъ сѣмяпочекъ. Подобно тому, какъ у разноспоровыхъ папоротникообразныхъ, макроспора, прорастая, образуетъ крайне редуцированный женскій предростокъ, б. ч. цѣликомъ или почти цѣликомъ остающійся въ макроспорѣ и состоящій изъ паренхимной ткани, заполняющей собою макроспору (см. рис. 33), такъ и у голосѣмненныхъ сначала одинокая крупная клѣтка сѣмяпочки ихъ, называемая зародышевымъ мѣшкомъ, начинаетъ путемъ свободного дѣленія ядеръ, образовывать внутри себя паренхимную ткань, постепенно заполняющую собою весь зародышевый мѣшокъ сѣмяпочки; эта паренхимная ткань образуется въ зародышевомъ мѣшкѣ голосѣмненныхъ до оплодотворенія и называется здѣсь эндоспермомъ (см. рис. 36, *Pr*). Эндоспермъ голосѣмненныхъ, въ частности хвойныхъ, залагается въ зародышевомъ мѣшкѣ и развивается въ немъ способомъ, весьма напоминающимъ способъ образованія женскаго предростка въ макроспорахъ *Selaginella* (см. рис. 33 и 37, на стр. 39), а потому мы можемъ считать, что эндоспермъ, образующійся въ зародышевыхъ мѣшкахъ голосѣмненныхъ до оплодотворенія ихъ, гомологиченъ женскому предростку разноспоровыхъ папоротникообразныхъ, самъ же зародышевый мѣшокъ соответствуетъ макроспорѣ папоротникообразныхъ. Только у голосѣмненныхъ зародышевый мѣшокъ этотъ или макроспора послѣ образованія своего не выпадаетъ изъ макроспорангія, каковымъ является здѣсь сѣмяпочка (или точнѣе говоря nucellus сѣмяпочки), и дальнѣйшее прорастаніе и развитие

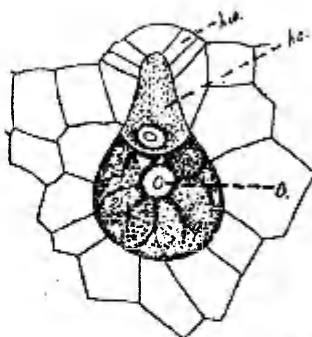


Рис. 34. Архегоній *Salvinia natans*: о — яйцеклѣтка, hc — шейная канальцевая клѣтка, hw — клѣтка стѣнки шейки архегонія (по Прингсгейму).

макроспоры происходитъ въ связи съ произведшимъ ее материнскимъ безполымъ поколѣніемъ; у голосѣменныхъ мы имѣемъ такимъ образомъ діаметрально противоположное отношеніе между обоими чередующимися поколѣніями, сравнительно



Рис. 35. Сосновая роша близъ аула Ашты, въ Дагестанѣ (по фотографии Б. Э. Фромгольдъ-Трѣя).

съ мхами; у мховъ самостоятельно, какъ вы знаете, половое поколѣніе, а безполое поколѣніе, въ видѣ спорогонія на ножкѣ, развивается на произведшемъ его половомъ поколѣніи, оставаясь все время въ органической связи съ послѣднимъ и паразитируя на немъ; у голосѣменныхъ вполне самостоятельно поколѣніе безполое, спорообразующее; что касается полового поколѣнія, то мужское половое поколѣніе,

до послѣдней степени редуцированное, самостоятельно и развивается изъ микроспоры, т. е. пыльцы, отдѣляющейся отъ материнскаго безполаго растенія; женское же половое поколѣнiе развивается изъ макроспоры (т. е. изъ зародышеваго мѣшка), которая не покидаетъ произведшаго ее материнскаго безполаго поколѣнiя, и женское половое поколѣнiе у голосяменныхъ такимъ образомъ паразитируетъ на безполомъ поколѣнiи голосяменныхъ.

Подобно тому какъ у *Selaginella* въ макроспорѣ (см. рис. 37, s) развивается паренхимная ткань, представляющая редуцированный женскій заростокъ (рис. 37, f, e), а среди этой паренхимной ткани при окончательномъ созрѣ-

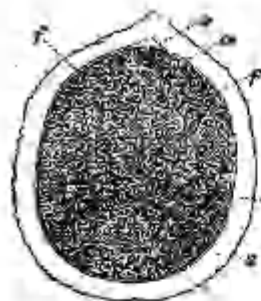


Рис. 37. Макроспора *Selaginella*. А — въ продольномъ разрѣзѣ черезъ шесть недѣль послѣ появленiя. Проростокъ или эндоспермъ (e) у основанiя макроспоры еще не окончательно развитъ, верхняя зеленая часть проростка имѣетъ три архегонiи ae; s — оболочка макроспоры (по Пфефферу).

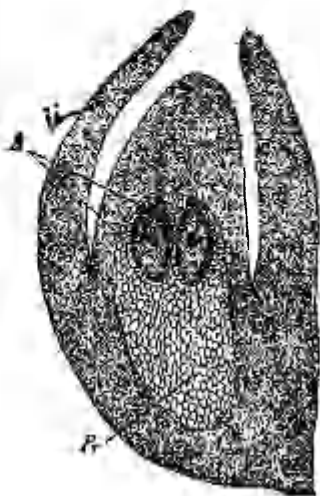


Рис. 36. Продольный разрѣзъ сѣмяпочки голосяменнаго растенiя — ели: Pr — бѣлокъ или эндоспермъ, гомологъ женскаго проростка, заполняющiй зародышевый мѣшокъ сѣмяпочки; А — архегонiи или корпускулы; ii — интегументъ или покровъ сѣмяпочки (по Страсбургеру).

вании макроспоры образуются у *Selaginella* нѣсколько редуцированныхъ архегонiевъ, всецѣло погруженныхъ въ ткань женскаго заростка (см. рис. 37, ae), такъ и у голосяменныхъ въ зародышевомъ мѣшкѣ ихъ сѣмяпочки (рис. 36) развивается паренхимная ткань (эндоспермъ) (Pr), гомологичная женскому заростку *Selaginella* (и вообще разноспоровыхъ папоротникообразныхъ), а среди этой паренхимной ткани, близъ верхняго конца зародышеваго мѣшка, залагаются

особые женскiе половые органы, такъ наз. корпускулы (см. рис. 36, А), изученiе которыхъ показало, что корпускулы эти представляютъ не что иное, какъ тѣ же архегонiи папоротникооб-

разныхъ, но еще болѣе редуцированны. Корпускуль у голосѣменныхъ въ зародышевомъ мѣшкѣ бываетъ обычно отъ 2 до 15 (см. рис. 36). Каждая корпускула (см. рис. 38), подобно архегонію, состоитъ изъ брюшной и шейной части и всецѣло погружена въ паренхимную ткань эндосперма, т. е. женскаго предростка. Шейка архегоніа или корпускулы состоитъ здѣсь обычно всего изъ 4-хъ (*hw*) или даже 2-хъ или 1-ой клѣтки; въ корпускулахъ образуется также брюшная канальцевая клѣтка (*bc*), но уже совершенно нѣтъ шейныхъ канальцевыхъ клѣтокъ; брюшная канальцевая клѣтка получается отъ дѣленія большой центральной клѣтки корпускулы, лежащей подъ шейкой, на большую клѣтку — яйцо (*o*) и на меньшую клѣтку — брюшную канальцевую клѣтку (*bc*); но у *Cycadeae*, повидимому, нѣтъ и этой канальцевой клѣтки.

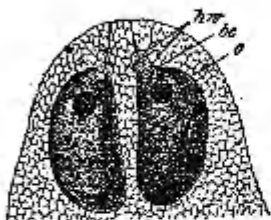


Рис. 38. Верхняя часть эндосперма ели, съ двумя корпускулами или архегоніями: *o* — яйцеклѣтка, *bc* — брюшная канальцевая клѣтка, *hw* — стѣнка шейки архегоніа (по Страсбургеру).

Покрытосѣменные растенія представляютъ огромную и разнообразную группу преобладающего нынѣ высшаго растительнаго типа. Въ сущности покрытосѣменные или цвѣтковые растенія суть тѣ же споровыя растенія, и при томъ же разноспоровыя. Въ древнѣйшія геологическія времена (въ палеозоѣ) преобладали на землѣ гигантскіе древовидные разноспоровые папоротники, хвощи и плауновыя. Въ мезозоѣ преобладающимъ типомъ растительности были разноспоровыя голосѣменные растенія, гл. образомъ цикадовыя и имъ подобные типы.

Въ послѣднюю геологическую эру, въ третичный періодъ и современную намъ эпоху опять таки преобладающую роль въ растительномъ покровѣ земного шара имѣютъ разноспоровыя, но не разноспоровыя папоротникообразныя или голосѣменные, а разноспоровыя покрытосѣменные или цвѣтковые растенія. Однако морфологическая и филогенетическая связь между покрытосѣменными и голосѣменными не можетъ быть прослѣжена столь ясно и убѣдительно, какъ между голосѣменными и папоротникообразными. Классическія изслѣдованія Гофмейстера надъ переходомъ между тайнобрачными и явнобрачными въ значительной мѣрѣ за-

полнили ту глубокую пропасть, которая до Гофмейстера существовала между папоротникообразными и голосѣменными; но тѣ же изслѣдованія вырыли новую пропасть, а именно, между голосѣменными и покрытосѣменными, объединявшимися до послѣдняго времени подъ общимъ именемъ цвѣтковыхъ растений. Я лично голосѣменные отношу къ архегоніатнымъ растеніямъ, а покрытосѣменные къ цвѣтковымъ растеніямъ. Цвѣтковые или покрытосѣменные растенія въ сущности, какъ я сказалъ, тѣ же споровыя, и при томъ разноспоровыя; микроспорѣ у нихъ, какъ и у голосѣменныхъ, соотвѣтствуетъ пыльца, а макроспорѣ — зародышевый мѣшокъ сѣмяпочки. Но, если заложеше самой сѣмяпочки и образованіе въ ней зародышеваго мѣшка у покрытосѣменныхъ происходитъ по тому же шаблону, какъ и у голосѣменныхъ, то дальнѣйшее развитіе разѣ образовавшагося зародышеваго мѣшка у покрытосѣменныхъ идетъ по совершенно иному плану, чѣмъ у голосѣменныхъ или у разноспоровыхъ папоротникообразныхъ. Макроспора покрытосѣменныхъ, представляя, такъ же какъ и у голосѣменныхъ, сначала одну крупную клѣтку съ ядромъ по срединѣ, еще до оплодотворенія развивается совершенно своеобразнымъ путемъ (см. рис. 39): ядро макроспоры или зародышеваго мѣшка дѣлится на два



Рис. 39. Зародышевый мѣшокъ *Lilium Martagon* до оплодотворенія: *s* — синергиды, *a* — антиподы, *e* — ядро яйцеклѣтки, *p* — полярныя ядра (по Guignard).

ядра, и оба ядра обычно отходятъ къ полюсамъ зародышеваго мѣшка; тамъ каждое ядро повторно дѣлится на 4 ядра, и затѣмъ по одному полярному ядру (рис. 39, *p*) отходитъ снова отъ полюсовъ къ срединѣ зародышеваго мѣшка, гдѣ оба эти ядра рано или поздно сливаются вмѣстѣ во вторичное ядро зародышеваго мѣшка; оставшіяся же полярныя ядра окружаются плазмой и образуютъ по три голыхъ клѣтки на каждомъ полюсѣ зародышеваго мѣшка (см. рис. 39). Три голыхъ клѣтки на полюсѣ зародышеваго мѣшка, обращенномъ къ сѣмявходу, представляютъ теперь такъ называемый яйцевой

аппаратъ зародышеваго мѣшка, состоящій изъ яйцеклѣтки (е) и двухъ вспомогательныхъ клѣтокъ или синергидъ (з). Три же остальныхъ голыхъ клѣтки, расположенныхъ на противоположномъ концѣ зародышеваго мѣшка, образуютъ такъ называемые антиподы (а). Вы видите, что зародышевый мѣшокъ покрытосѣменныхъ; по происхожденію своему гомологичный макроспорѣ, развивается однако же совершенно иначе, чѣмъ макроспоры папоротникообразныхъ или зародышевый мѣшокъ голосѣменныхъ, и, если голосѣменные мы можемъ послѣ изслѣдованій Гофмейстера и др. ученыхъ смѣло причислить къ растеніямъ архегоніатнымъ, то относительно покрытосѣменныхъ такая гомологизація будетъ уже весьма затруднительной. Правда, нѣкоторые морфологи пробовали отождествлять антиподы зародышеваго мѣшка голосѣменныхъ съ послѣднимъ остаткомъ редуцированнаго женскаго предростка, а яйцевой аппаратъ, состоящій изъ яйцеклѣтки и двухъ синергидъ, съ окончательно упростившимся архегоніемъ, но при такомъ объясненіи этихъ фактовъ совершенно непонятно образованіе вторичнаго ядра зародышеваго мѣшка покрытосѣменныхъ, образующагося сліяніемъ двухъ полярныхъ ядеръ. Аналогичнаго явленія ни въ зародышевомъ мѣшкѣ голосѣменныхъ, ни въ макроспорахъ гетероспоровыхъ папоротникообразныхъ мы не знаемъ. На одной изъ будущихъ лекцій мы вернемся еще къ выясненію морфологическаго значенія яйцевого аппарата и антиподъ зародышеваго мѣшка покрытосѣменныхъ растеній; теперь же, чтобы еще рѣзче отбѣнить разницу между покрытосѣменными и голосѣменными, намъ остается вскользь упомянуть и о тѣхъ явленіяхъ, которыя разыгрываются въ зародышевомъ мѣшкѣ покрытосѣменныхъ послѣ оплодотворенія, ибо все, что мы сейчасъ описывали, происходитъ въ немъ еще до оплодотворенія. Оплодотвореніе зародышеваго мѣшка покрытосѣменныхъ происходитъ при помощи двухъ генеративныхъ ядеръ пыльцевой трубочки; такія же два генеративныя ядра, гомологичныя живчикамъ папоротникообразныхъ, имѣются и въ пыльцевой трубочкѣ голосѣменныхъ. Но у голосѣменныхъ генеративныя ядра эти оплодотворяютъ лишь яйцеклѣтки корпускулъ или редуцированныхъ архегоніевъ голосѣменныхъ. У покрытосѣменныхъ же, согласно изслѣдованіямъ Навашина, Гиньяра и др., происходитъ со-

вершено своеобразное явление такъ наз. двойного оплодотворенія (см. рис. 40), а именно, одно изъ генеративныхъ ядеръ (g_1) оплодотворяетъ яйцеклѣтку (e) яйцевого аппарата, другое же генеративное ядро (g_2) проникаетъ въ зародышевый мѣшокъ и сливается тамъ со вторичнымъ ядромъ зародышевого мѣшка, которое, какъ вы помните, само вѣдь произошло путемъ слиянія двухъ полярныхъ ядеръ (p) зародышевого мѣшка. Послѣ этого оплодотворенія вторичнаго ядра зародышевого мѣшка генеративнымъ ядромъ пыльцевой трубочки, изъ оплодотвореннаго вторичнаго ядра зародышевого мѣшка начинаетъ развиваться, путемъ свободнаго дѣленія, ядеръ, паренхимная ткань, постепенно выполняющая собою весь зародышевый мѣшокъ и образующая такой же эндоспермъ внутри зародышевого мѣшка, но послѣ оплодотворенія, какой образуется у голосѣменныхъ до оплодотворенія; эндоспермъ голосѣменныхъ мы могли гомологизировать съ женскимъ предросткомъ разноспоровыхъ папоротникообразныхъ. Проведеніе той же гомологизаціи по отношенію къ эндосперму покрытосѣменныхъ является невозможнымъ, ибо здѣсь эндоспермъ есть результатъ полового акта, у голосѣменныхъ же эндоспермъ есть само половое поколѣніе, предшествующее половому акту и развивающее половые органы — корпускулы. По толкованію

На в а ш и н а, у покрытосѣменныхъ мы имѣемъ дѣло съ своего рода полиэмбриошей. Изъ оплодотвореннаго яйца яйцевого аппарата покрытосѣменныхъ развивается въ зародышевомъ мѣшкѣ покрытосѣменныхъ зародышъ будущаго новаго безполаго поколѣнія, а эндоспермъ есть какъ бы добавочное растение, второй зародышъ, развивающійся изъ оплодотвореннаго вторичнаго ядра въ томъ же зародышевомъ мѣшкѣ. Это

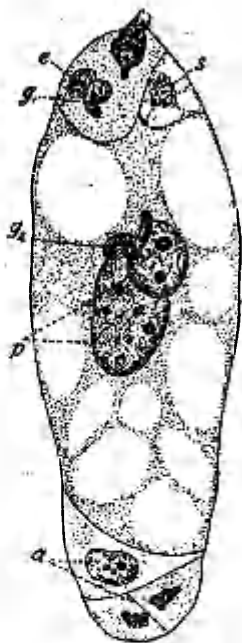


Рис. 40. Зародышевый мѣшокъ *Lilium Martagon* въ моментъ оплодотворенія (двойное оплодотвореніе): одно генеративное ядро (g_1) сливается съ ядромъ яйцеклѣтки (e), а другое генеративное ядро (g_2) — съ обоими полярными ядрами (p); s — синергиды, a — антиподы (по G u i g a n d).

добавочное растеніе, по мнѣнію Навашина, является безполымъ организмомъ, на счетъ котораго развивается зародышъ нормальнаго безполага поколѣнія покрытосѣменныхъ; ибо зародышъ покрытосѣменныхъ во время развитія своего питается обильными запасами питательныхъ веществъ, обычно откладываемыхъ въ паренхимной ткани эндосперма.

Итакъ, гениальными изслѣдованіями Гофмейстера былъ доказанъ постепенный переходъ отъ мховъ, черезъ

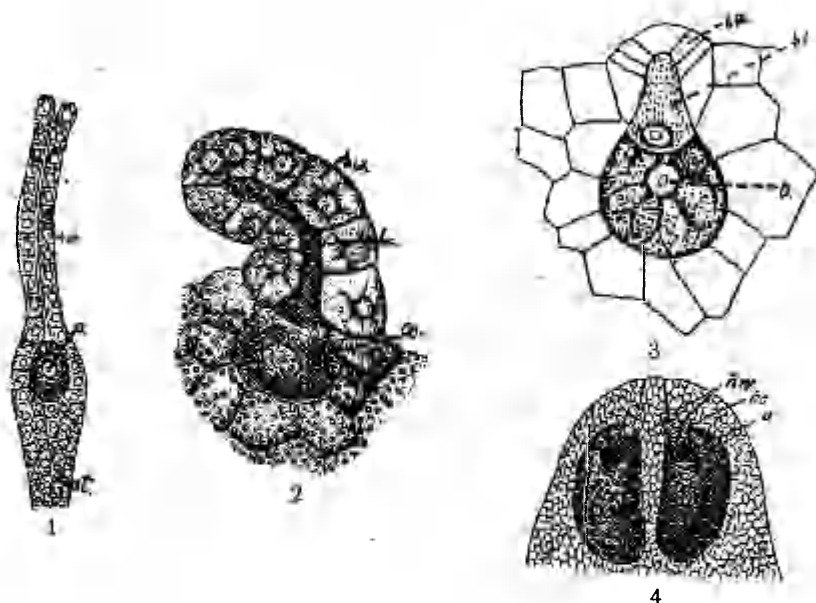


Рис. 41. Постепенное упрощеніе архегоніевъ: 1) архегоній мховъ, 2) папоротниковъ (*Aspidium Filix mas*), 3) разнospоровыхъ папоротникообразныхъ (*Salvinia natans*) и 4) голосѣменныхъ (ели).

одноspоровыя и разнospоровыя папоротникообразныя, къ голосѣннымъ, обнаруживающійся въ развитіи полового поколѣнія этихъ растений и ихъ женскихъ половыхъ органовъ — архегоніевъ. Переходъ этотъ выражается въ постепенномъ упрощеніи полового поколѣнія и его половыхъ органовъ, въ особенности архегоніевъ (см. рис. 41), въ постепенной утратѣ долговѣчности и самостоятельности полового поколѣнія, и, взамѣнъ того, все въ большемъ и бѣльшемъ развитіи и расчлененіи поколѣнія безполага, spopoобразующаго. Но тѣми же изслѣдованіями Гофмейстера, и въ особенности Навашина, открывшаго явленіе двойнаго оплодотворенія у покрытосѣмен-

ныхъ, установлена была болѣе рѣзкая грань именно между голосѣмными и покрытосѣмными растеніями. И если голосѣмныя растенія мы имѣемъ нынѣ полное право, вмѣстѣ съ мхами и папоротникообразными, объединить въ одну общую группу архегоніатныхъ растеній, то покрытосѣмныя уже никакъ къ архегоніатнымъ растеніямъ причислить невозможно.

Постепенный переходъ отъ мховъ черезъ папоротникообразныя къ голосѣмнымъ особенно типично выраженъ въ половомъ поколѣніи и его женскихъ половыхъ органахъ — архегоніяхъ (см. рис. 41). Относительно мужскихъ половыхъ органовъ — антеридіевъ и мужскихъ предростковъ, прорастающихъ изъ микроспоръ, долгое время казалось, что нѣтъ такого яснаго и послѣдовательнаго перехода, пока изслѣдованіями Бѣляева не было показано, что и относительно мужскихъ половыхъ органовъ мы можемъ прослѣдить тотъ же и еще болѣе тѣсно выраженный переходъ отъ тайнобрачныхъ къ явнобрачнымъ растеніямъ.

Съ важнѣйшими результатами многолѣтнихъ работъ Бѣляева въ этомъ направленіи мы познакомимся на слѣдующей лекціи.

Лекція третья.

Переходъ отъ тайнобрачныхъ къ явнобрачнымъ: мужское половое поколѣніе.

На прошлой лекціи мы познакомились съ постепеннымъ переходомъ отъ такъ наз. тайнобрачныхъ растений къ явнобрачнымъ, выражающимся въ послѣдовательномъ упрощеніи женскаго предростка и его половыхъ органовъ — архегоніевъ, начиная съ папоротникообразныхъ и кончая голосѣмными растеніями. Надо было ожидать, что такое-же постепенное упрощеніе должно обнаружиться и среди мужскихъ предростковъ этихъ растеній и ихъ половыхъ органовъ — антеридіевъ. Однако предположеніе это сначала не оправдывалось имѣвшимися въ литературѣ данными, и, на основаніи имѣвшихся до 1885 года фактовъ, можно было скорѣе предположить, что мужскіе половые органы построены у разныхъ типовъ высшихъ растеній различно, безъ такого постепеннаго перехода и упрощенія, какіе замѣчаются въ сферѣ женскихъ половыхъ органовъ и женскихъ предростковъ. На основаніи работъ Пфеффера, Милльярде, Прингсгейма, Архангели и др. изслѣдователей намъ было извѣстно уже тогда, что антеридіи мховъ, папоротниковъ, хвощей представляютъ мѣшко-видные органы, имѣющіе многоклѣтную однослойную стѣнку и внутри б. и. м. количество сперматогенныхъ клѣтокъ. Правда, у **мховъ** (рис. 42) антеридіи развиты сильнѣе, чѣмъ у папоротникообразныхъ, они крупнѣе, производятъ большее количество сперматозоидовъ, не погружены въ ткань полового поколѣнія, тогда какъ у **папоротниковъ** (рис. 43) и хвощей антеридіи мельче, б. и. м. погружены въ ткань предростка и

производятъ меньшее количество живчиковъ, слѣдовательно, антеридіи ихъ, такъ же какъ и архегоніи, по сравнению съ таковыми-же органами мховъ, представляютъ органы болѣе упрощенные; но основной планъ строения тотъ-же. Однако уже среди папоротникообразныхъ можно было наблюдать совершенно иной типъ антеридіевъ, по первому взгляду едва-ли гомологичный антеридіямъ мховъ, обыкновенныхъ папоротниковъ (односпоровыхъ) и хвощей; такой типъ весьма просто устроенныхъ антеридіевъ находимъ мы у разноспоровыхъ папоротникообразныхъ; у нихъ, согласно изслѣдованіямъ выше названныхъ

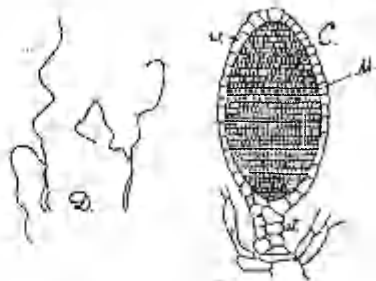


Рис. 42. Антеридій мха (*Marchantia polymorpha*): *C* — зрѣлый антеридій; *M* — материнскія клѣтки сперматозоидовъ; *w* — оболочка антеридія; *st* — его ножка; *D* — живчики или сперматозоиды.



Рис. 43. Лопнувшій антеридій папоротника; *b* — стѣнка антеридія; *c* — живчики или антерозоиды.

ученыхъ, антеридіи не имѣютъ многоклеточной однослойной стѣнки (рис. 48, *E*), не представляютъ мышковидныхъ органовъ, въ случаѣ развитія предростка вполне погружены въ ткань весьма редуцированного мужского заростка и образуютъ небольшое количество живчиковъ, иногда до 2-хъ, наприм., у *Salvinia* (рис. 44). У голосѣменныхъ, казалось, уже совершенно нѣтъ ни антеридія, ни живчиковъ. Пыльца голосѣменныхъ (см. рис. 45), гомологичная микроспорѣ, при прорастаніи дѣлится на одну большую и нѣсколько маленькихъ клѣтокъ. Послѣднія (*rh*, *pl*, *rf*, *r*) не имѣютъ существеннаго значенія и вскорѣ резорбируются, тогда какъ большая

клѣтка пыльцы, при оплодотвореніи, вытягивается въ пыльцевую трубочку, а ядро этой клѣтки (*P*), перекечывая въ пыльцевую трубочку, является, по изслѣдованіямъ Страсбургера и Горожанкина, оплодотворяющимъ элементомъ. Горожанкину удалось даже приготовить такой

микроскопическій препаратъ пыльцевой трубочки сосны, на которомъ оплодотворяющее ядро послѣдней было застигнуто in flagranti, т. е. какъ разъ въ тотъ моментъ, когда оно готово было выступить изъ конца пыльцевой трубочки и проникнуть въ корпуску сѣмяпочки сосны.



Рис. 44. Двѣ прорастающія микроспоры *Salvinia natans*, съ двумя антеридіями (*a*) каждая; въ каждомъ антеридіи по 2 антерозоида (по Бѣляеву).

Совершенно своеобразное развитие пыльцы голосѣменныхъ, гомологичной въ сущности микроспорѣ, и оригинальныя явленія, обнаруживающіяся при процессѣ оплодотворенія послѣднихъ, вновь создали глубокую пропасть между голосѣменными и папоротникообразными, пропасть, которая значительно уменьшилась было постепеннымъ переходомъ отъ предростковъ и женскихъ половыхъ органовъ разно-

споровыхъ папоротникообразныхъ къ эндосперму и корпускуламъ голосѣменныхъ. Въ сферѣ мужскихъ органовъ голосѣменныхъ, на первый взглядъ, гораздо рѣзче отличаются отъ разноспоровыхъ папоротникообразныхъ, чѣмъ отъ покрытосѣменныхъ; ибо и у **покрытосѣменныхъ** пыльца (т. е. микро-спора) (см. рис. 46) распадается на

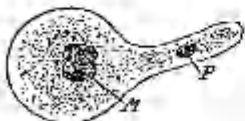


Рис. 46. Прорастающее пыльцевое зернышко (микроспора) покрытосѣменныхъ: вегетативное ядро пыльцевой трубочки (*P*) и генеративныя или сперматогенныя ядра (*M*).

двѣ клѣтки, не отдѣленныя одна-коже целлюлезной перегородкой; большая клѣтка (*P*) вытягивается такъ же, какъ и у голосѣ-



Рис. 45. Проросшее пыльцевое зернышко (микро-спора) ели — *Picea excelsa* (по Страсбургеру): *rh* — зачаточная ризоидальная клѣтка; *p1, rf* — вегетативныя клѣтки мужского заростка; *r* — генеративныя или сперматогенныя клѣтки; *P* — ядро клѣтки, вырастающей въ пыльцевую трубочку.

менныхъ, въ пыльцевую трубочку, а ядро меньшей клѣтки (*M*) принимаетъ участие въ оплодотвореніи, какъ это впервые точно указалъ Страсбургеръ.

Итакъ, на основаніи первоначальныхъ изслѣдоваій, въ

сферѣ мужского заростка и мужскихъ половыхъ органовъ наблюдается, повидимому, гораздо большая разница между мхами и папоротникообразными — съ одной стороны и голосѣмными и покрытосѣмными — съ другой стороны. Тамъ, у мховъ и папоротникообразныхъ, имѣются антеридіи съ живчиками; правда, у разноспоровыхъ папоротникообразныхъ антеридіи весьма упрощенные (см. рис. 44 и 48, *D, E*), безъ однослойной многокѣтной стѣнки, какъ сначала полагали, и съ меньшимъ количествомъ живчиковъ. Здѣсь, у голосѣмныхъ и покрытосѣмныхъ, антеридіевъ, какъ думали, совсѣмъ нѣтъ, а образуется особый своеобразный органъ, совершенно отсутствующій у тайнобрачныхъ растений — пыльцевая трубочка; живчиковъ у голосѣмныхъ и покрытосѣмныхъ тоже, думали, не имѣется, а оплодотвореніе происходитъ при посредствѣ такъ называемаго генеративнаго ядра пыльцы (см. рис. 45, *r* и рис. 46), перекечывающаго изъ пыльцы въ пыльцевую трубочку, а оттуда либо къ корpusкулѣ (у голосѣмныхъ, какъ это наблюдалъ Горюжанинъ у сосны), либо къ яйцевому аппарату (у покрытосѣмныхъ). На основаніи этого, на первый взглядъ, рѣзкаго различія въ устройствѣ мужскихъ половыхъ органовъ, Энглеръ подраздѣлилъ всѣ высшія кормофитныя растения на двѣ крупныхъ группы: *Embryophyta zoidiogama* и *Embryophyta siphonogama*, т. е. на высшія кормофитныя растения, образующія зародыши и оплодотворяемые либо свободно плавающими живчиками, либо генеративными ядрами, при помощи пыльцевой трубочки. Къ *Embryophyta zoidiogama* относятся, по Энглеру, мхи и папоротникообразныя, къ *Embryophyta siphonogama* — голосѣмныя и покрытосѣмныя цвѣтковые растения.

Таково было положеніе дѣла до 1884—85 года, когда появилась первая работа Бѣляева объ антеридіяхъ и сперматозоидахъ разноспоровыхъ плауновыхъ, въ которой авторъ болѣе обстоятельно и детально изучаетъ мужское половое поколѣніе этихъ растений. Бѣляеву (см. рис. 47) уже а priori казалось весьма невѣроятнымъ, чтобы на самомъ дѣлѣ существовала столь рѣзкая разница между мужскими половыми органами папоротникообразныхъ и голосѣмныхъ растений, при постепенномъ переходѣ у этихъ же растений въ строеніи женскихъ половыхъ органовъ, указывающемъ на близкія филогенетическія отношенія голосѣмныхъ къ папоротникообраз-

нымъ, а потому онъ съ 1884 года началъ цѣлую серію работъ по изученію мужскихъ предростковъ и антеридіевъ высшихъ папоротникообразныхъ и голосѣменныхъ, дабы доказать, что и здѣсь наблюдается постепенный переходъ въ устройствѣ этихъ органовъ, и что и въ этомъ отношеніи го-



V. I. Blyayev

Рис. 47. В. И. Бѣляевъ (1855—1911).

полный, чѣмъ можно было ожидать на основаніи работъ Гофмейстера главнымъ образомъ надъ женскими предростками и ихъ половыми органами. Блестящими работами Бѣляева нынѣ прочно и окончательно установлены родственныя отношенія высшихъ сѣменныхъ или такъ наз. явнобрачныхъ растений къ растениямъ споровымъ или тайнобрачнымъ.

Познакомимся вкратцѣ съ основными выводами многочисленныхъ работъ Бѣляева надъ антеридіями и антерозоидами папоротникообразныхъ и голосѣменныхъ растений. Я сказалъ уже выше, что въ 1884 г. впервые появляется на русскомъ языкѣ интересный трудъ Бѣляева объ анте-

лосѣменные представляютъ не новый, sui generis, типъ растительнаго царства, а тотъ же, но далѣе эволюціонировавшій типъ папоротникообразныхъ или архегоніальныхъ растений. Какъ увидимъ дальше, Бѣляеву въ цѣломъ рядѣ работъ не только удалось блестящимъ образомъ подтвердить эту основную мысль, но и доказать, что переходъ между такъ наз. тайнобрачными и явнобрачными въ сферѣ мужскихъ половых органовъ еще болѣе послѣдовательный, еще болѣе постепенный и

ридияхъ и сперматозоидахъ разноспоровыхъ плауновыхъ; трудъ этотъ въ 1885 году напечатанъ былъ на нѣмецкомъ языкѣ въ журналѣ „Bot. Zeitung“, 1885, №№ 50 и 51. По изслѣдованіямъ Пфеффера и Милльярде, антеридіи разноспоровыхъ плауновыхъ — *Selaginella* и *Isoetes* — не имѣютъ многокѣтной однослойной стѣнки, какую стѣнку обнаруживаютъ антеридіи мховъ и односпоровыхъ папоротникообразныхъ. Бѣляевъ, изучая болѣе детально явленія, сопровождающія прорастаніе микроспоры

этихъ растений, нашелъ, что микроспора (см. рис. 48) при прорастаніи своемъ сначала отдѣляетъ небольшую чечевицеобразную основную кѣточку (*p*), принимаемую нынѣ одними авторами за единственную вегетативную кѣточку мужского проростка этихъ растений, другими же авторами за неразвивающуюся дальше кѣточку, гомологичную ризоид-

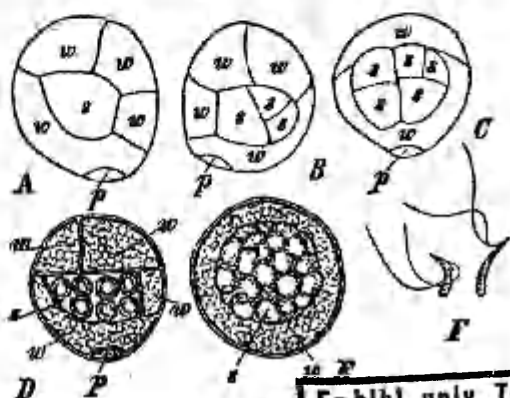


Рис. 48. *Selaginella stenolepis*. Развитие микроспоры: *p* — кѣтка заростка, гомологичная ризоидальной кѣткѣ; *w* — кѣтки стѣнокъ антеридія; *s* — материнскія кѣтки сперматозоидовъ. *F* — сперматозоиды *Selaginella cuspidata* (по Бѣляеву).

нымъ кѣточкамъ проталліумовъ папоротникообразныхъ; вся остальная часть микроспоры, по Бѣляеву, идетъ на образование одного антеридія, который состоитъ изъ нѣсколькихъ периферическихъ кѣтокъ (*w*), образующихъ стѣнку антеридія (слѣдовательно, такъ же, какъ у мховъ и односпоровыхъ папоротникообразныхъ), и изъ внутреннихъ сперматогенныхъ кѣтокъ (*s*). Периферическія кѣточки, образующія стѣнку антеридія, въ послѣдствіи сливаются между собою (см. рис. 48. *E, w*), почему прежнимъ изслѣдователямъ и казалось, что антеридіи разноспоровыхъ папоротникообразныхъ лишены многокѣтной однослойной стѣнки, свойственной антеридіямъ мховъ и большинства остальныхъ папоротникообразныхъ.

Далѣе Бѣляевъ перешелъ къ изученію прорастанія микроспоръ разноспоровыхъ папоротниковъ (см. рис. 49).

И здѣсь антериди, оказалось, имѣють стѣнку, состоящую изъ периферическихъ клѣтокъ, окружающихъ со всѣхъ сторонъ сперматогенныя клѣтки, но строеніе проталліума у разноспоровыхъ папоротниковъ сложнѣе, чѣмъ строеніе проталліума у разноспоровыхъ плауновыхъ. Тамъ, у плауновыхъ, какъ мы видѣли только что, мужской проталліумъ редуциро-

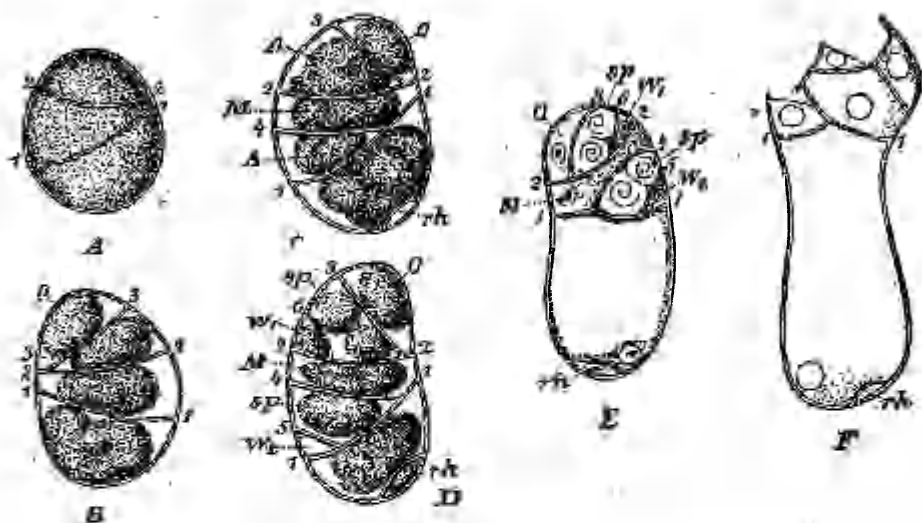


Рис. 49. *Salvinia natans*. Прорастаніе микроспоры: А — F — послѣдовательныя стадіи прорастанія; у F — антериди уже опорожнены. Цифры 1—6 означаютъ перегородки въ порядкѣ ихъ появленія. O, M, W — безплодныя клѣтки или клѣтки стѣнки антеридія; rh — ризоидальная клѣтка; sp — сперматогенныя клѣтки (по Бѣляеву).

ванъ до одной всего чечевицеобразной основной вегетативной клѣточки (рис. 48, p); у разноспоровыхъ папоротниковъ, по изслѣдованіямъ Бѣляева, мужской предростокъ состоитъ изъ цѣлаго ряда вегетативныхъ клѣтокъ (рис. 49, O, M, W) и имѣетъ два антеридія (рис. 49, E), отдѣленные другъ отъ друга вегетативными клѣточками (рис. 49, M, W).

„Это болѣе сложное устройство проталліума разноспоровыхъ папоротниковъ, говоритъ Бѣляевъ, указываетъ намъ на то, что переходныя формы къ явнобрачнымъ растениямъ мы должны искать не среди разноспоровыхъ папоротниковъ, а среди разноспоровыхъ плауновыхъ, тк. кк. у явнобрачныхъ строеніе мужскихъ предростковъ еще болѣе упрощенное“. Мы видѣли на прошлой лекціи, что и въ сферѣ

женскихъ предростковъ и женскихъ половыхъ органовъ голосѣмнныя, т. е. низшія явнотбрачныя, ближе стоятъ къ разноспоровымъ плауновымъ, чѣмъ къ таковымъ же папоротникамъ (см. рис. 36—37, на стр. 39).

Установивъ, что антеридіи разноспоровыхъ папоротникообразныхъ (папоротниковъ и плауновъ) представляютъ въ сущности не что иное, какъ тѣ же антеридіи мховъ и односпоровыхъ папоротникообразныхъ, но лишь болѣе упрощенныя, редуцированныя, Бѣляевъ переходитъ къ изученію прорастанія пыльцы (т. е. микроспоры) голосѣмннхъ.

До Бѣляева было уже установлено, что пыльца голосѣмннхъ гоомологична микроспорамъ разноспоровыхъ папоротникообразныхъ и что пыльца эта еще до оплодотворенія дѣлится на одну или нѣсколько маленькихъ клѣточекъ и на одну большую клѣтку, которая при прорастаніи пыльцы вытягивается въ пыльцевую трубочку; полагали, что ядро этой большой клѣтки (рис. 50, *P*), вытягивающейся въ пыльцевую трубочку, и есть генеративное или оплодотворяющее ядро. Маленькія же клѣточки пыльцы голосѣмннхъ не останавливали на себѣ особаго вниманія изслѣдователей. Обстоятельныя изслѣдованія Бѣляева надъ прорастаніемъ пыльцы *Abietineae* изъ голосѣмннхъ показали однако, что здѣсь дѣло происходитъ нѣсколько сложнѣе, чѣмъ думали до того времени, и что явленія, здѣсь разыгрывающіяся, можно гоомологизировать съ тѣмъ, что мы наблюдаемъ именно у разноспоровыхъ плауновыхъ. По Бѣляеву, пыльца *Abietineae*, одной изъ старѣйшихъ группъ хвойныхъ, сначала отдѣляетъ у основанія своего 2 очень маленькія клѣточки (рис. 50, *rh*, *p*₁), которыя, подобно маленькой основной чечевицеобразной клѣткѣ въ микроспорѣ *Selaginella* и *Isoetes*, не играютъ дальнѣйшей роли и которыя Бѣляевъ разсматриваетъ, какъ крайне редуцированный остатокъ мужского проталлума, на которомъ и образуется антеридій. Антеридій же *Abietineae* обра-

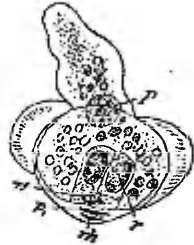


Рис. 50. Проросшее пыльцевое зернышко (микроспора) ели — *Picea excelsa* (по Страсбургеру): *rh* — зачаточная ризидальная клѣтка; *p*₁, *rf* — вегетативныя клѣтки мужского заростка; *r* — генеративныя или сперматогенныя клѣтки; *P* — ядро клѣтки, вырастающей въ пыльцевую трубочку.

зуется такъ: осталъная часть пыльцевого зернынка образуетъ двѣ клѣтки — одну маленькую внутреннюю (r) и одну большую наружную (P), окружающую маленькую внутреннюю клѣтку со всѣхъ сторонъ. Это и будетъ крайне упрощенный антеридій *Abietineae*, имѣющій, по Бѣляеву, стѣнку, состоящую изъ одной всего крупной клѣтки (P), окружающей со всѣхъ сторонъ сначала единственную сперматогенную клѣтку антеридія (r). Крупная клѣтка, образующая стѣнку антеридія, при прорастаніи пыльцы, вытягивается здѣсь въ пыльцевую трубочку (P), приспособляясь къ наземному образу жизни. Что касается внутренней мелкой клѣтки антеридія, то эта послѣдняя, по Бѣляеву, дѣлится сначала на двѣ клѣтки; задняя изъ нихъ (rf) впослѣдствіи резорбируется и освобождаетъ такимъ образомъ переднюю клѣтку, которая въ свою очередь еще разъ дѣлится на двѣ генеративныхъ клѣтки (r) или генеративныя ядра; послѣднія то и являются оплодотворяющими элементами, гомологичными живчикамъ папоротникообразныхъ; они, по мѣрѣ роста пыльцевой трубочки, перекечевываютъ въ ея передній конецъ, и когда пыльцевая трубочка дорастетъ до корпскулы или архегонія, эти то генеративныя ядра, а не ядро большой клѣтки, вытягивающейся въ пыльцевую трубочку, какъ думали раньше, и производятъ оплодотвореніе яйца корпскулы. Такимъ образомъ, согласно изслѣдованіямъ Бѣлева, и у *Abietineae* имѣется хотя бы и очень редуцированный антеридій со стѣнкой и сперматогенной клѣточкой внутри, какъ у прочихъ архегоніатныхъ растений (у мховъ, папоротникообразныхъ), а оплодотвореніе хотя и производится не живчиками, а пассивными генеративными ядрами пыльцевой трубочки, но генеративныя ядра эти по происхожденію своему совершенно гомологичны живчикамъ папоротникообразныхъ растений. Развѣтіе пыльцевой трубочки и потеря подвижности оплодотворяющихъ элементовъ у *Abietineae* не есть принципиально какое-либо новое явленіе, *sui generis*; это лишь особыя формы приспособленія все тѣхъ же основныхъ морфологическихъ органовъ, какъ и у папоротникообразныхъ, формы приспособленія, вызванныя переходомъ отъ оплодотворенія въ водной средѣ (какъ у мховъ, папоротниковъ и т. д.) къ оплодотворенію при наземномъ образѣ жизни голосѣменныхъ растений.

Среди голосѣменныхъ *Cupressineae* стоятъ выше въ системѣ, чѣмъ *Abietineae*. Сообразно съ этимъ, какъ показали изслѣдованія Бѣляева, мужской проталлумъ ихъ еще болѣе редуцированъ, чѣмъ у *Abietineae*. Микроспора (пыльца) *Cupressineae*, прорастая, совершенно не образуетъ и тѣхъ основныхъ маленькихъ чечевицеобразныхъ клѣтокъ, которыя мы видѣли у разноспоровыхъ плауновыхъ (*Selaginella* и *Isoetes*) или у *Abietineae* и которыя разсматриваются Бѣляевымъ, какъ послѣдніе остатки вегетативныхъ клѣтокъ мужского предростка. При прорастаніи пыльцы *Cupressineae* прямо образуется антеридій — мужской предростокъ здѣсь окончательно атрофировался. Антеридій же *Cupressineae* состоитъ сначала изъ двухъ всего клѣтокъ: наружной крупной, образующей стѣнку антеридія и окружающей со всѣхъ сторонъ вторую клѣточку, внутреннюю, сперматогенную. Эта послѣдняя распадается сначала на двѣ клѣточки, изъ которыхъ задняя клѣточка резорбируется и освобождаетъ переднюю клѣточку, перекочевывающую въ разрастающуюся къ этому времени изъ большой клѣтки микроспоры пыльцевую трубочку. У *Abietineae* генеративная клѣтка еще до перекочевыванія своего въ пыльцевую трубочку распадается на двѣ дочернія генеративныя клѣтки; у *Cupressineae* такое распадѣніе на двѣ дочернія генеративныя клѣтки происходитъ очень поздно, въ самой пыльцевой трубочкѣ, и лишь послѣ того, какъ послѣдняя доросла до архегоніевъ (до корпускулъ).

У *Taxineae* упрощеніе антеридія идетъ еще дальше. Генеративная клѣточка дѣлится на двѣ клѣтки неравной величины, и въ оплодотвореніи участвуетъ лишь одна изъ нихъ — большая.

Наконецъ, у покрытосѣменныхъ растеній мы встрѣчаемъ въ пыльцѣ ихъ явленія, близкія къ таковымъ же у *Cupressineae*. У покрытосѣменныхъ или настоящихъ цвѣтковыхъ растеній пыльца (см. рис. 51) дѣлится на двѣ клѣтки, большую (P) и меньшую (M). Большая клѣтка (P) образуетъ стѣнку антеридія, какъ и у *Cupressineae*, и вытягивается въ пыльцевую трубочку; меньшая же клѣтка цѣликомъ перекочевываетъ въ



Рис. 51. Прорастающее пыльцевое зернышко (микроспора) покрытосѣменныхъ: вегетативное ядро пыльцевой трубочки (P) и генеративныя или сперматогенныя ядра (M).

пыльцевую трубочку и дѣлится на двѣ генеративныя клѣтки (М), принимающія участіе въ своеобразномъ явленіи двойного оплодотворенія у покрытосѣменныхъ, о которомъ я вамъ уже говорилъ на прошлой лекціи, и къ которому мнѣ еще придется вернуться впослѣдствіи.

Итакъ, блестящими изслѣдованіями Бѣляева установленъ еще болѣе постепенный переходъ между такъ наз. тайно-

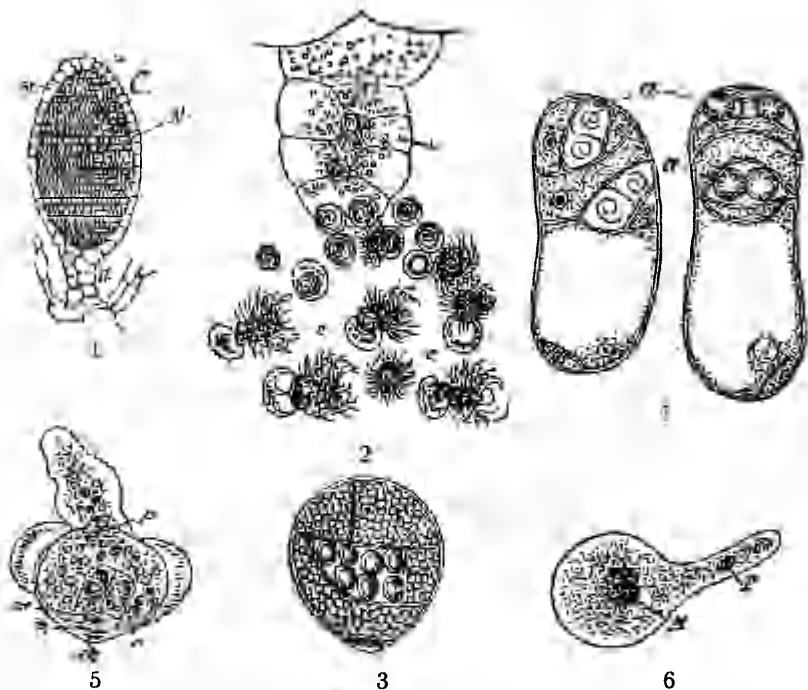


Рис. 52. Постепенное упрощеніе антеридіевъ: 1) антеридіевъ печеночныхъ мховъ, 2) антеридіевъ папоротниковъ, 3) антеридіевъ разноспоровыхъ папоротникообразныхъ — *Selaginella* и 4) *Salvinia*, 5) антеридіевъ голосѣменныхъ (*Picea excelsa*) и 6) антеридіевъ покрытосѣменныхъ.

брачными и явнобрачными растеніями, и въ сферѣ мужского полового поколѣнія и мужскихъ половыхъ органовъ мы имѣемъ весьма послѣдовательный рядъ, представляющій самое постепенное упрощеніе мужского полового поколѣнія и его полового органа — антеридія (см. рис. 52). Рядъ этотъ, начинаясь съ мховъ, ведетъ насъ весьма постепенно черезъ односпоровыя и разноспоровыя папоротники къ голосѣменнымъ и даже къ покрытосѣменнымъ растеніямъ, и та глубокая пропасть, которая нынѣ образовалась между голосѣменными и покрытосѣмен-

ными въ сферѣ ихъ женскихъ половыхъ органовъ и процесса оплодотворенія, эта пропасть изслѣдованіями Бѣляева надъ мужскими половыми органами если не засыпана окончательно, то во всякомъ случаѣ для насъ вполне преодолима. Бѣляевъ своими изящными работами и черезъ эту пропасть перебросилъ ажурный мостъ, легкой, но прочной конструкціи.



Рис. 54. Зародышевый мѣшокъ *Lilium Martagon* въ моментъ оплодотворенія: одно генеративное ядро (*g*) сливается съ ядромъ яйцеклѣтки (*e*), а другое генеративное ядро (*g*₂) — съ обоими полярными ядрами (*p*); оба генеративныхъ ядра производятъ при этомъ червеобразныя движенія; *s* — синергиды, *a* — антиподы (по Guignard).



Рис. 53. Зрѣлый сперматозоидъ *Ginkgo biloba*, увеличенный въ 520 разъ.

Изучая въ теченіе цѣлаго ряда лѣтъ мужскіе предростки и мужскіе половые органы папоротникообразныхъ и голосѣменныхъ, Бѣляевъ все время добивался получить живой матеріалъ изъ группы наиболѣе низшихъ, простѣйшихъ голосѣменныхъ — цикадовыхъ. Въ нихъ надѣялся онъ найти еще большія доказательства основной своей идеи, что и въ сферѣ мужскихъ половыхъ органовъ голосѣменные близки къ папоротникообразнымъ и филогенетически связаны съ послѣдними. Не смотря на всѣ его старанія, Бѣляеву не удалось однако достать подходящій для изслѣдованія матеріалъ.

Но предположеніе его, что цикадовые въ сферѣ мужскихъ половыхъ органовъ должны еще тѣснѣе солизить голосѣменные съ разноспоровыми папоротникообразными, блестящимъ образомъ подтвердилось открытіями въ 1897 г. японскими учеными Икено и Хиразе въ пыльцевыхъ трубочкахъ *Cycas revoluta* и *Ginkgo biloba* настоящихъ типичныхъ живчиковъ, сперматозоидовъ. Бѣляевъ, на основаніи своихъ изслѣдованій, гомологизировалъ генеративныя клѣтки или ядра пыльцевыхъ

трубочекъ голосѣменныхъ и покрытосѣменныхъ растений съ живчиками или сперматозоидами папоротникообразныхъ растений. Эта теоретическая гомологизація нашла себѣ замѣчательное подтвержденіе въ открытіи настоящихъ живчиковъ въ пыльцевыхъ трубочкахъ низшихъ голосѣменныхъ — цикадовыхъ и гинкговыхъ (см. рис. 53). Открытія Икено и Хиразе составляютъ такимъ образомъ блестящее подтвержденіе всей основной мысли многочисленныхъ тщательныхъ работъ нашего соотечественника — профессора Бѣляева. Вслѣдъ за симъ открыты были сперматозоиды и у другихъ цикадовыхъ растений, а Наваниномъ и Гиньяромъ было доказано, что и генеративныя ядра высшихъ цвѣтковыхъ растений иногда производятъ хотя бы медленныя червеобразныя движенія (см. рис. 54, g_1 и g_2), а слѣдовательно, не совершенно утратили еще свою первоначальную подвижность. Такимъ образомъ разрушилась стѣна между эмбриофитными сифоногамными и зоидіогамными растеніями, поспѣшно возведенная Энглеромъ въ его системѣ, и для насъ, съ филогенетической точки зрѣнія, въ настоящее время дѣленіе на зоидіогамныя и сифоногамныя растенія имѣетъ такое же искусственное значеніе, какъ старинное дѣленіе всего растительнаго царства на споровыя и цвѣтковыя растенія.

Изъ разсмотрѣнія полового поколѣнія архегоніатныхъ и покрытосѣменныхъ растений и ихъ половыхъ органовъ мы могли уже убѣдиться въ постепенномъ переходѣ между прежними тайнобрачными и явнобрачными растеніями. Но такой же постепенный переходъ существуетъ и въ поколѣніи бесполомъ этихъ растений, и съ этимъ переходомъ мы познакомимся нѣсколько подробнѣе на слѣдующей лекціи.

Лекція четвертая.

Переходъ отъ тайнобрачныхъ къ явнобрач- нымъ: безполое поколѣніе.

Въ постепенномъ филогенетическомъ ряду формъ:

мхи \Rightarrow односпоровыя папоротникообразныя \Rightarrow разноспоровыя папоротникообразныя \Rightarrow голосѣмныя \Rightarrow покрытосѣмныя растенія

мы видимъ постепенную редукцію полового поколѣнія и постепенное упрощеніе въ строеніи ихъ половыхъ органовъ, наиболѣе типично построенныхъ у мховъ и низшихъ папоротникообразныхъ. Совершенно иную картину представляетъ намъ безполое поколѣніе тѣхъ же растеній. Наиболѣе просто устроенное у мховъ безполое поколѣніе постепенно все усложняется и дифференцируется по мѣрѣ того, какъ отъ мховъ мы восходимъ черезъ папоротникообразныя къ голосѣмнымъ и покрытосѣмнымъ растеніямъ. По существу, органы остаются тѣ же, но эти органы все болѣе и болѣе усложняются, прогрессивно метаморфозируются и расчленяются.

Здѣсь, въ безполомъ поколѣніи замѣчается такой же постепенный переходъ отъ тайнобрачныхъ къ явнобрачнымъ растеніямъ, но только въ обратномъ направленіи. Я расскажу вамъ этотъ переходъ, слѣдуя, главнымъ образомъ, прекрасному изложенію этой части сравнительной морфологіи растеній у Варминга, такъ какъ, по моему мнѣнію, Вармингъ особенно удачно подобралъ факты и освѣтилъ ихъ съ точки зрѣнія единства растительнаго царства.

Безполое поколѣніе листостебельныхъ или кормофитныхъ

растений происходитъ всегда изъ оплодотвореннаго яйца полового поколѣнія. У **мховъ**, какъ мы уже видѣли ранѣе, оно представлено такъ наз.



Рис. 55. *Anthoceros gracilis*. B — часть слоевища съ вскрывшимся спорогоніемъ; посрединѣ колумелла, у основанія спорогоніи — влаталище (4/1). (По Reichardt'y).

спорогоніемъ (см. рис. 55), сидящимъ на ножкѣ и заключающимъ въ себѣ спорангій. Морфологическое значеніе спорогонія, приписываемое ему Челяковскимъ и имѣющее за собою не малую долю вѣроятности, состоитъ въ томъ, что спорогоній, какъ я вамъ уже говорилъ ранѣе, гомологиченъ зародышевому растеньицу, состоящему изъ незначительной стеблевой части и изъ одного конечнаго спорообразующаго листа.

У папоротниковъ, хвощей и плауновыхъ безполое поколѣніе развивается уже въ очень сложное растение, состоящее изъ стебля, листьевъ и корней;

листья папоротникообразныхъ образуютъ безполое органы размноженія — спорангій. Метаморфозъ отдѣльныхъ органовъ у папоротниковъ (*Filicales*) еще незначителенъ; правда, первые листья зародышевого растеньица, развивающагося изъ оплодотвореннаго яйца, имѣютъ обыкновенно болѣе простую форму (см. рис. 56); но, когда растение достигнетъ извѣстнаго возраста, всѣ послѣдующіе листья его становятся въ общемъ б. и. м. одинаковыми, хотя



Рис. 56. Молодой папоротникъ съ предросткомъ, на которомъ онъ возникъ; а — первый листъ; б — корень.



Рис. 57. Колосокъ или цвѣтокъ хвощей — *Equisetum*: онъ состоитъ изъ р — перигона или покроволистиковъ, а выше, по оси, изъ споролистиковъ.

обыкновенно гораздо болѣе сложной формы, чѣмъ первичные листья зародышеваго растеньица. Плодущіе листья у папоротниковъ въ большинствѣ случаевъ не отличаются или незначительно отличаются отъ листьевъ безплодныхъ; они перемѣшаны съ безплодными листьями, и появленіе плодущихъ листьевъ (споролистиковъ) не заканчиваетъ собою у папоротниковъ роста стебля ихъ въ длину. У хвощей и плауновыхъ мы наблюдаемъ уже болѣе метаморфозъ листовыхъ ихъ органовъ и болѣе раздѣленіе труда между ними.

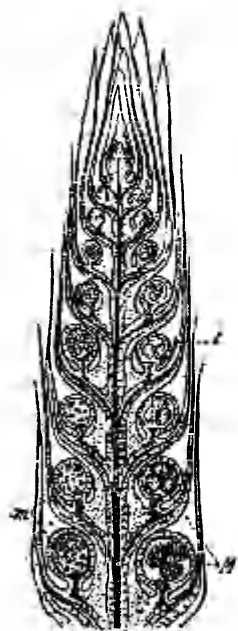


Рис. 59. Колосокъ или цвѣтокъ плауновыхъ — *Selaginella* (по Саксу): онъ состоитъ изъ макроспоролистиковъ съ макроспорангіями (М) и микроспоролистиковъ съ микроспорангіями (m); l — ligula.



Рис. 58. Колоски плауновыхъ — *Lycopodium clavatum*.

У этихъ растений плодущіе листья или споролистки, за немногими лишь исключениями, отличаются отъ безплодныхъ вегетативныхъ листьевъ; споролистки собраны у нихъ обыкновенно на концахъ стеблей въ особая плотныя колосовидныя собранія, колоски или стробилы, и ростъ стеблей въ этомъ случаѣ обыкновенно и заканчивается такими колосками (см. рис. 57 и 58). У нѣкоторыхъ растений, напримѣръ, у хвощей, подъ колосками появляются еще особые листья, представляющіе переходъ отъ вегетативныхъ листьевъ къ плодущимъ (см. рис. 57, p); такимъ образомъ появляется, если хотите, какъ бы первый намекъ на цвѣтокъ, съ покроволистками и спорообразующими листьями. У нѣкоторыхъ **разноспоровыхъ папоротникообразныхъ** замѣчается дифференцировка и въ самихъ спорообразующихъ листьяхъ, ибо одни изъ нихъ приносятъ лишь макроспорангіи, другіе же одни микроспорангіи (см. рис. 59), и мы видимъ тогда, напримѣръ, въ колоскѣ *Selaginella*, собраніе макро- и микроспоролистиковъ, въ общемъ похожихъ между собою, но производящихъ различныя спорангіи.

У голосѣменныхъ и покрытосѣменныхъ растений метаморфозъ листовыхъ органовъ пошелъ значительно дальше

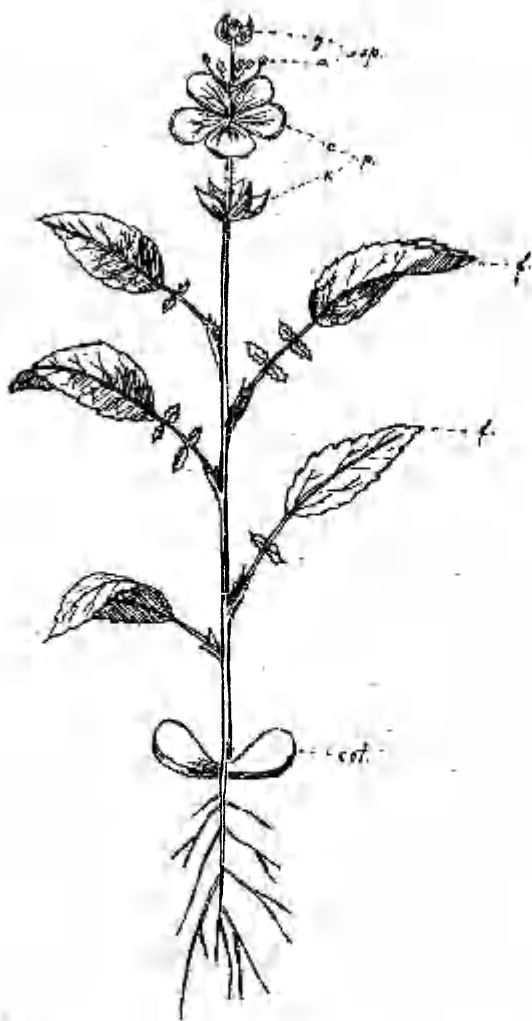


Рис. 60. Прототипъ (Urpflanze) цвѣтковаго растения по Гёте. Цвѣтокъ состоитъ изъ покроволистиковъ (*p*) и споролистиковъ (*sp*): *k* — чашелистики, *c* — лепестки, *a* — тычинки или микроспоролистки, *g* — плодолистки или макроспоролистки; *f* — листья, *cot* — сѣмядоли.

впередъ, чѣмъ у папоротникообразныхъ. У нихъ, кромѣ листьевъ безплодныхъ, вегетативныхъ, мы всегда видимъ двоякаго рода плодущіе листья: листья, несущіе микроспорангіи (называемые здѣсь пыльниками или пыльцевыми мѣшками), обыкновенно иной формы, чѣмъ листья, несущіе макроспорангіи (или сѣмяпочки); первые листья носятъ здѣсь названіе тычинокъ, вторые — плодолистиковъ (см. рис. 60). Но и вегетативные листья покрытосѣменныхъ растений не всѣ одинаковой величины и формы, и мы обычно у высшихъ цвѣтковыхъ растений на одномъ

и томъ же растеніи, или даже на одномъ и томъ же побѣгѣ, можемъ отличить отъ 4 до 5 сортовъ

различныхъ листьевъ, отличающихся другъ отъ друга своимъ строеніемъ, формой и различными физиологическими отправлениями и распреѣленныхъ на стеблѣ или побѣгѣ въ опре-

дѣленной закономерной послѣдовательности: внизу стебля или побѣга сидятъ обычно такъ наз. низовые вегетативные листья, затѣмъ идутъ срединные листья (*f*); тѣ и другіе имѣются, впрочемъ, часто и у папоротникообразныхъ; за ними слѣдуютъ верхушечные листья или прицвѣтники, а затѣмъ листья околоцвѣтника (*p* — *perianthium*). У высшихъ растений листья околоцвѣтника распадаются обычно на два рода листьевъ, отличающихся другъ отъ друга окраской, формой своей и своимъ биологическимъ назначеніемъ; нижній кругъ околоцвѣтника въ такомъ случаѣ состоитъ изъ чашелистиковъ (*k*) и образуетъ чашечку



Рис. 62. Часть плодущаго листа *Aspidium Filix mas* съ нижней стороны: *a* — кровелька или индузіумъ, *b* — спорангій, сидяще сорусами подъ кровелькой.



Рис. 61. Спорогоній мха (*Funaria hygrometrica*) съ верхней частью ножки; *sp* — споробластуля или археспория (по Саксу).

цвѣтка, верхній же кругъ состоитъ изъ лепестковъ (*c*) и образуетъ вѣнчикъ. За листьями околоцвѣтника идутъ обычно плодущіе листья (*sp*), сначала микроспоролистички (тычинки) (*a*) и, наконецъ, макроспоролистички (плодолистички) (*g*). Плодущими листьями заканчивается обычно об-



Рис. 63. Поперечный разрѣзъ черезъ сорусъ *Aspidium Filix mas*: *a* — ткань листа, *b* — кровелька или индузіумъ, *c* — спорангій, *r* — receptaculum (по Кн у).

разованіе боковыхъ листовыхъ органовъ на побѣгѣ, и самъ побѣгъ прекращаетъ свой ростъ въ длину. Такой метаморфозированный листостебельный побѣгъ высшихъ растений, со-

стоящій изъ собранія листьевъ околоцвѣтника, микро- и макроспоролистиковъ и имѣющій ограниченный верхушечный ростъ, называется цвѣткомъ; типичный цвѣтокъ, какъ увидимъ далѣе, встрѣчается лишь у покрытосѣменныхъ растений.



Рис. 64. *Gleicheniaceae*: А — часть листа съ сорусами спорангiевъ (снизу); В — одинъ сорусъ изъ четырехъ спорангiевъ (по Вармингу).

Перейдемъ теперь къ разсмотрѣнiю споролистиковъ. У мховъ, какъ я уже говорилъ вамъ раньше, бесполое поколѣнiе представлено спорогонiемъ на ножкѣ. Такъ какъ, по воззрѣнiю Челяковского, спорогонiй есть зародышевое бесполое растенiе, съ зачаточнымъ стеблемъ и однимъ верхушечнымъ



Рис. 65. Щитокъ колоска хвоща (*Equisetum*) со спорангiями: а — сбоку, b — снизу.



Рис. 66. Споролистикъ *Lycopodium clavatum* съ однимъ треснувшимъ спорангiемъ у основанiя.

листомъ, то, значитъ, у мховъ начало спорамъ даетъ листь. На этомъ или, точнѣе, въ этомъ листьѣ образуется спорангiй (рис. 61, *sp*) или споровой мѣшокъ, внутри котораго и развиваются споры. У папоротниковъ на плодущихъ листьяхъ образуется обыкновенно большое количество спорангiевъ, расположенныхъ обычно группами или сорусами на нижней поверхности (см. рис. 62 и 63) или по краю листьевъ: у нѣкоторыхъ папоротниковъ, наприм., у *Marattiaceae* или *Gleicheniaceae*, число спорангiевъ въ сорусахъ сильно понижается, наприм., до 3—4 у *Gleicheniaceae* (см. рис. 64). Спорообразующiе листья папоротниковъ обыкновенно не отличаются или почти не отличаются отъ листьевъ

бесплодныхъ. У **хвощей** спорангии собраны въ небольшомъ числѣ на нижней сторонѣ метаморфозированныхъ щитковидныхъ листьевъ (см. рис. 65), собранныхъ колосками, а у **плауновыхъ** обычно имѣется по одному спорангию, у основания плодущаго листа (см. рис. 66); у **разноспоровыхъ плауновыхъ**, какъ мы уже знаемъ, у основания однихъ плодущихъ листьевъ располагаются одиночные микроспорангии, у основания другихъ плодущихъ листьевъ — такіе же одиночные макроспорангии (см. рис. 59, на стр. 61), но сами микро- и макроспоролистки другъ отъ друга не отличаются или почти не отличаются. У **голосѣменныхъ** и **покрытосѣменныхъ** расте-

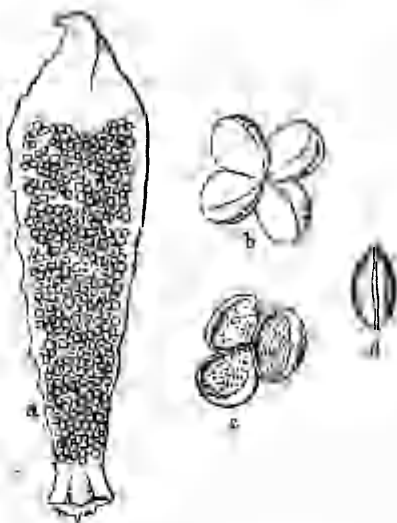


Рис. 67. *Cycas revoluta*: a — микроспоролистикъ въ естественную величину (видъ съ нижней стороны); b — четыре микроспорангия или пыльника, закрытые, образуютъ сорусъ; c — открытые микроспорангии; d — микроспора или пыльцевое зерно (по Kichard'y).

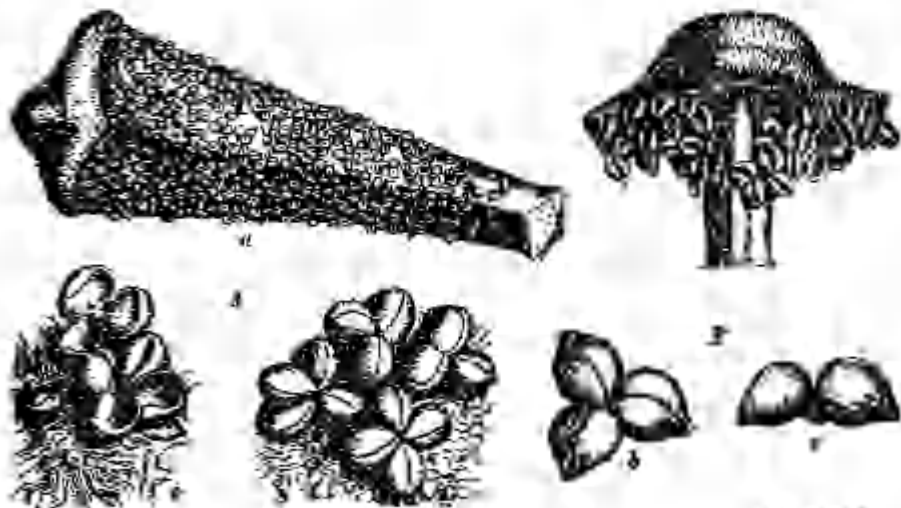


Рис. 68. Микроспоролистки саговыхъ (*Cycadaceae*): A — *Cycas*, a — микроспоролистикъ снизу, b — закрытые, c — открытые рангии или пыльники; B — *Zamia integrifolia*, микроспоролистикъ сверху и c — микроспорангии или пыльники сверху и сбоку.

нѣй, какъ уже сказано, наблюдается сильная разница между микро- и макроспоролистами.



Рис. 69. Мужской колосок *Taxus baccata* (a) и его микроспоролистки: b — съ микроспorangиями закрытыми, c — съ открытыми микроспorangиями (по Вармингу).

Микроспоролистки низшихъ голо-
сѣменныхъ (*Cycadaceae*) (см. рис. 67—68)
еще очень похожи на споролистки па-
поротниковъ; микро-
споролистки эти пло-
ские, широкіе, листовид-
ные и несутъ на ниж-
ней своей сторонѣ мно-
гочисленные, собранные
сорусами микроспора-
нгии (b, c) или пыль-
ники (antherae); со-
русы эти сидятъ на не-
большомъ „ресерта-
сulum“, какъ у папо-
ротниковъ (ср. рис. 63,
c, r), а микроспorangii



Рис. 70. Микро-
споролистикъ (или
тычинка) *Araucaria*
съ длинными вися-
щими микроспора-
нгиями (пыльниками)
(по Вармингу).

открываются продольной трещиной. У однихъ *Coniferae* рас-
положеніе микроспоролистиковъ и микроспorangіевъ или



Рис. 71. *Abies alba*: J — муж-
ской колосокъ, b — верхушеч-
ные безплодные листья, a — ми-
кроспоролистки. K—M — ми-
кроспоролистки съ разныхъ сто-
ронъ — сзади, спереди и сбоку.

пыльниковъ напоминаетъ распо-
ложеніе споролистиковъ и спора-
нгіевъ у хвощей; пыльники си-
дять у нихъ сво-
бодно въ не-
большомъ чис-
лѣ, отъ 3—8, на
нижней сторонѣ
б. и. м. щито-
видныхъ листь-
евъ, собран-
ныхъ, какъ у
хвощей, колос-
ками или стро-
билами; напри-
мѣръ, мы ви-

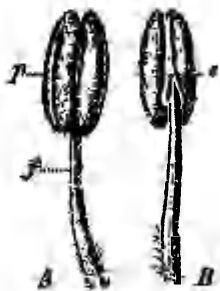


Рис. 72. Тычинка или
микроспоролистикъ по-
крытосѣменнаго расте-
нія снаружи (A) и со-
внутри (B); f — нить,
p — пыльцевой мѣшокъ
или микроспorangій,
c — спайникъ.

димъ такіе колоски и такое расположеніе пыльниковъ у *Ta-
xus* (см. рис. 69) или у *Araucaria* (см. рис. 70). У другихъ

Coniferae, наприм., у *Abietineae*, число пыльниковъ или микро-спorangievъ низведено до двухъ всего, и располагаются они на нижней (спинной) сторонѣ микроспоролистиковъ (см. рис. 71). У покрытосѣменныхъ растеній пыльники или микроспorangии въ огромномъ большинствѣ случаевъ находятся въ числѣ четырехъ на каждомъ микроспоролистикѣ (см. рис. 72 и 73); пыльники располагаются здѣсь обычно въ видѣ вытянутыхъ въ длину возвышеній (см. рис. 72, *p*), расположенныхъ попарно съ каждой стороны отъ



Рис. 74. Цвѣтокъ *Berberis* съ пыльниками, вскрывающимися клапанами.

срединной линии микроспоролистика или тычинки; два пыльника располагаются при этомъ по краю тычинки, а два другихъ на



Рис. 73. Строеніе пыльника покрытосѣменнаго растенія: А — поперечный разрѣзъ пыльника до раскрыванія, В — послѣ раскрыванія; *f* — спайникъ, *a, a₁* — пыльцевой мѣшокъ или микро-спorangій; въ А — пыльца или микроспоры еще развиваются, въ В — онѣ готовы.



Рис. 75. Макроспоролистики или плодолистики саговыхъ (*Cycadaceae*): А — *Cycas revoluta*; В — *C. circinalis*; С — *C. Normanbyana*; — D — *Dioon edule*; Е — *Encephalartos Preussi*; F — *Zamia integrifolia*; Г — *Ceratophytum mexicanum*. — F, G въ натуральную величину, остальные уменьшены (по Эйхлеру).

внутренней сторонѣ ея (см. рис. 73); у такихъ растений пыльники б. ч. раскрываются продольными трещинами (рис. 73, В). Впрочемъ, бываютъ и иные способы растрескивания пыльниковъ, наприм., дырочками (у *Ericaceae*, *Solanum*) или клапа-



Рис. 76. Спороносный колосокъ *Ophloglossum vulgatum*, увеличенный (по Вармингу).

нами (наприм., у *Lauraceae*, *Berberidaceae*, см. рис. 74); равно встрѣчаются и такіе типы цвѣтковыхъ растений, у которыхъ микроспоролистки имѣютъ всего по два пыльника или микроспорангія (наприм., у *Orchidaceae* или *Clusiaceae*).



Рис. 77. *Bowenia spectabilis* изъ саговыхъ (*Cycadaceae*). Справа женское растеніе, сильно уменьшенное; слѣва женская шишка или стробиль въ половину естественной величины: а — плодолистикъ; б — молодая мужская шишка, уменьшена; с, d, e — микроспоролистки снизу, сверху и сбоку (по Эйхлеру).

Простѣйшая форма макроспоролистиковъ или плодолистиковъ наблюдается также у *Cycadaceae*, наприм., у *Cycas revoluta*; у этого растенія сходство плодолистика съ стеблевыми листьями того же растенія выражается въ томъ, что въ верхней своей части плодолистки перисто-надрѣзанные (см. рис. 75, А); по краю нижней части такого плодолистика по-

мѣщаются открыто, совершенно голо, сѣмяпочки, гомологичныя макроспорангіямъ папоротникообразныхъ; расположение сѣмяпочекъ этихъ напоминаетъ здѣсь расположение спорангіевъ по краю листа у папоротника *Phrioglossum* (см. рис. 76). У другихъ *Cycadaceae* плодолистики нѣсколько болѣе отличаются отъ вегетативныхъ ихъ листьевъ (см. рис. 75, B—E); а у *Zamia* и *Ceratozamia* (рис. 75, F, G) плодолистики щитковидной формы и собраны въ особые колоски или шишки (стробилы) (см. рис. 77).



Рис. 78. Сѣменная чешуя сосны (*Pinus silvestris*) съ двумя сѣмяпочками или макроспорангіями: а — сверху, b — снизу или снаружи.

У *Coniferae* сѣмяпочки или макроспорангіи сидятъ у ос-



Рис. 79. Шишка хвойнаго растенія (*Larix girgoraea*) и ея части. I. Одна изъ чешуй молодой женской шишки съ внутренней стороны: а — прицвѣтная или кроющая чешуя, b — сѣменная чешуя (будущая чешуя плодущей шишки), d — сѣмяпочки, c — будущее крыло сѣмени. II. Зрѣлая плодущая шишка. III. Одна изъ чешуй плодущей шишки съ внѣшней стороны: а — сѣменная или шишковая чешуя, b — прицвѣтная или кроющая чешуя.



Рис. 80. *Taxus baccata*. Продольный разрѣзъ черезъ женскій побѣгъ: s — верхушка главной оси побѣга, сдвинутой на сторону плодоноснымъ побѣгомъ; i — интегументъ сѣмяпочки, nc — ядро ея; ar — ариій (по В а р м и н у).

нованія плодолистиковъ на внутренней верхней сторонѣ ихъ (см. рис. 78, 79); положеніе ихъ приблизительно такое же, какъ и положеніе спорангіевъ у плауновыхъ. У *Taxus* (рис. 80) голая сѣмяпочка сидитъ на короткой вѣтви. Такимъ образомъ у всѣхъ этихъ и подобныхъ имъ растений сѣмяпочки голыя и б. ч. помѣщаются либо по краю, либо на верхней сторонѣ открытыхъ макроспоролистиковъ или плодолистиковъ; отчего всѣ эти растенія и называются голо сѣменными. Впрочемъ, какъ увидимъ далѣе, въ послѣднее время открыты ископаемые папоротники (палеозойской эры), при-

носившіе такія же голыя сѣмяпочки и сѣмена (см. рис. 2, на стр. 7, и рис. 3—4, на стр. 8), какъ и современныя голосѣменные (цикадовые, хвойныя и др.). Это открытіе цѣлой обширной группы папоротниковъ, размножавшихся сѣменами и извѣстныхъ нынѣ подъ именемъ *Pteridospermae* или *Cycadofilices*, еще болѣе сближаетъ безполое поколѣніе голосѣменныхъ съ папоротникообразными.

У самыхъ высшихъ растений, покрытосѣменныхъ или настоящихъ цвѣтковыхъ растений (*Anthophyta*), сѣмяпочки или макроспорангіи помѣщаются въ большинствѣ случаевъ также несомнѣнно по краю или на верхней сторонѣ макроспоролистиковъ, т. е. плодолистиковъ, или у ихъ основанія; но у этихъ растений плодолистики смыкаются надъ сѣмяпочками, которыя такимъ образомъ оказываются заключенными въ особое полое тѣло, называемое завязью. Завязь покрытосѣменныхъ растений образуется или изъ одного сросшагося своими краями плодолистика, или изъ нѣсколькихъ плодолистиковъ. Сросшіеся между собою плодолистики покрытосѣменныхъ растений образуютъ особый органъ, называемый пестикомъ. Верхняя часть пестика, отличающаяся своимъ устройствомъ и приспособленная къ воспріятію пыльцы (микроспоръ), называется рыльцемъ (*stigma*). Замкнутость сѣмяпочекъ и присутствіе рыльца составляетъ одну изъ главнѣйшихъ особенностей высшихъ цвѣтковыхъ растений — растений покрытосѣменныхъ; впрочемъ уже среди нѣкоторыхъ разноспоровыхъ папоротникообразныхъ, напримѣръ, у *Marsileaceae*, мы находимъ аналогичныя явленія, по крайней мѣрѣ въ смыслѣ замкнутости ихъ спорангіевъ (см. рис. 28, на стр. 33). Спорангіи *Marsileaceae*, какъ микро- такъ и макроспорангіи, заключены въ особыхъ спорокарсіяхъ (*sp*), образованныхъ смыкающимися и срастающимися между собою листовыми лопастями этихъ растений.

Мы видимъ такимъ образомъ довольно полную гомологію между листовыми органами разсматриваемыхъ растений и, начиная съ мховъ и кончая растениями цвѣтковыми, мы видимъ вездѣ одинъ и тотъ же основной планъ строенія безполаго поколѣнія. Только планъ этотъ все усложняется и совершенствуется, по мѣрѣ того какъ мы восходимъ отъ растений болѣе низшихъ къ типамъ все болѣе и болѣе высоко организованнымъ.

Но такая же гомология существуетъ въ этомъ рядѣ формъ не только въ листовыхъ органахъ ихъ, въ частности въ споролистикахъ, но и въ устройствѣ самихъ органовъ бесполого размноженія, въ устройствѣ и исторіи развитія спорангіевъ и споръ.

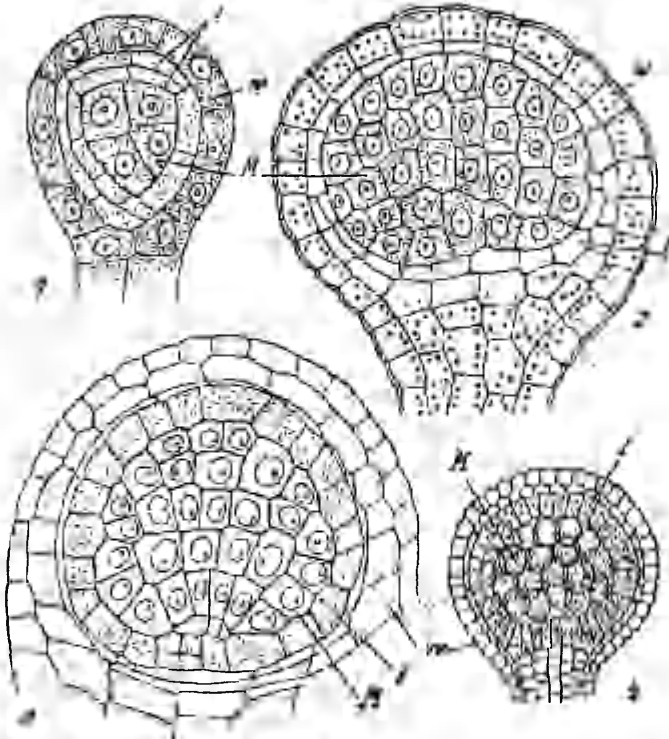


Рис. 81. Спорангіи и его гомологи. — Фиг. 1. Молодой спорангіи *Asplenium Adiantum nigrum* въ оптическомъ разрѣзѣ. — Фиг. 2. То же *Lycopodium clavatum*. — Фиг. 3. Молодой микроспорангіи *Selaginella selaginoides* въ оптическомъ разрѣзѣ. — Фиг. 4. Поперечный разрѣзъ молодого пыльцевого гнѣзда (микроспорангіи) *Lycopodium obscurum*. — На всѣхъ фигурахъ *w* — означаетъ стѣнку, *t* — таблитчатая или выстилающая клѣтки, *archesporium*, *M* — ткань, развивающую споры или пыльцевые зернышки (археспорій). — Фиг. 1 и 2 по Задебеку, 3 — по Саксу, 4 — по Гёбелю.

У мховъ споры развиваются въ спорангіи спорогонія ихъ (см. рис. 61, *sp*, на стр. 63) изъ материнскихъ клѣтокъ особой ткани, называемой археспоріемъ, путемъ четвертованія материнскихъ клѣтокъ этихъ. У папоротниковъ начало спорангію даетъ или одна клѣтка споролистика (у папоротниковъ изъ отдѣла *Leptosporangiatae*), или цѣлая группа клѣтокъ (у *Eusporangiatae*); послѣдній способъ образованія спо-

рангія можетъ считаться болѣе древнимъ. Въ обоихъ случаяхъ образованіи спорангія мы можемъ на болѣе развитыхъ стадіяхъ его развитія различить однако въ спорангии три рода тканей (см. рис. 81. 1): 1) Наружная ткань спорангія состоитъ

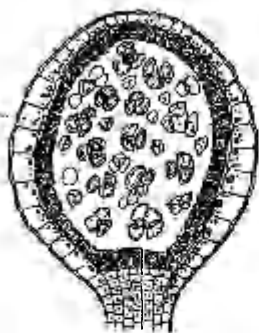


Рис. 82. Вдоль разрѣзанный микроспорангій *Selaginella inaequalifolia*: *t* — выстилающія или таблитчатая клѣтки (tapetum) (по Саксу).

б. ч. изъ одного слоя клѣтокъ, образующихъ оболочку спорангія (*w*); клѣтки эти имѣютъ разнообразное устройство, въ связи съ тѣмъ или инымъ способомъ вскрытія зрѣлаго спорангія. 2) Самая внутренняя ткань спорангія состоитъ изъ группы жизнедѣятельныхъ клѣтокъ, образующихъ ткань, называемую археспоріемъ (*M*); археспорій состоитъ изъ материнскихъ клѣтокъ споръ, при чемъ споры получаютъ изъ этихъ материнскихъ клѣтокъ путемъ четвертованія. 3) Третью ткань образуетъ слой, лежащій между пер-

выми двумя тканями и расплывающійся при созрѣваніи спорангія; слой клѣтокъ, прилегающій непосредственно къ спорообразующимъ клѣткамъ (къ археспорію) отличается отъ другихъ формою и содержимымъ своихъ клѣтокъ и носитъ названіе таблитчатыхъ или выстилающихъ клѣтокъ (*t*) (Tapetenzellen). Спорангии хвощей и плауновыхъ (рис. 81, 2) въ существенныхъ чертахъ своихъ устроены по тому же типу, какъ и спорангии папоротниковъ. У разноспоровыхъ папоротникообразныхъ (рис. 81, 3) микро- (рис. 82) и макроспорангии развиваются и устроены по тому же типу, какъ только что описанные спорангии односпоровыхъ папоротниковъ. Только въ макроспорангіяхъ (рис. 83) развивается или небольшое количество макроспоръ, или даже одна всего макроспора, но получаютъ и здѣсь макроспоры путемъ четвертованія материнскихъ клѣтокъ археспорія; только изъ образовавшихся такимъ путемъ тетрадь окон-

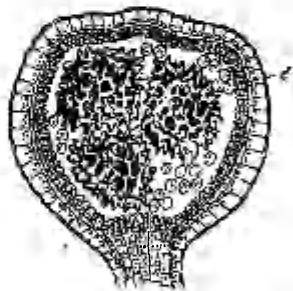


Рис. 83. Вдоль разрѣзанный макроспорангій *Selaginella inaequalifolia*: *t* — выстилающія или таблитчатая клѣтки (tapetum) (по Саксу).

чательнаго развитія достигаютъ немногія или даже всего одна клѣтка тетрады, а остальные сестринскія клѣтки не доразвиваются и вытѣсняются сильно разрастающимися макроспорами (наприм., у *Selaginella* и др., см. рис. 83).

У голосѣмныхъ и покрытосѣмныхъ растений микроспорангіи называются обыкновенно пыльниками; исторія ихъ

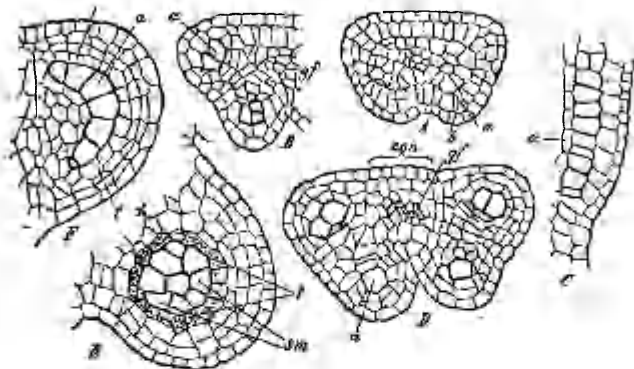


Рис. 84. Развитие пыльника. *A, B, D, E, F* — въ поперечномъ разрѣзѣ, *C* — въ продольномъ разрѣзѣ. *A — D — Doronicum macrophyllum*. *A* — молодой пыльникъ; начинается образованіе 4 гнѣздъ пыльника дѣленіемъ клѣтокъ, лежащихъ подъ кожицею; при дѣленіи одной клѣтки возникаютъ 2, внутренняя (*a*) и внѣшняя (*b*), называемыя археспоріемъ и выстилающею клѣткою; клѣтки, происшедшія изъ археспорія, на рис. *B — F* нарисованы жирными чертами; по серединѣ залагается сосудистый пучекъ; *con* — связникъ. *B* — болѣе поздняя стадія, пыльники ясно замѣтны, въ особенности по тангенциальному дѣленію клѣточекъ подкожного слоя; *gf* — сосудистый пучекъ. *C* — соответствующій продольный разрѣзъ; *a* — археспорій. *D* — поперечный разрѣзъ болѣе поздней стадіи; оболочка пыльника вокругъ археспорія сдѣлалась толстою (отъ дѣленія выстилающихъ клѣтокъ); предпоследній слой клѣтокъ этой оболочки превращается въ фиброзныя клѣтки, а внутренній въ собственно выстилающія клѣтки (Tapetenzellen). *E* — поперечный разрѣзъ довольно развито пыльника *Menyanthes trifoliata*; *sm* — материнскія клѣтки пыльцы, окруженныя выстилающими клѣтками (*t*); предпоследній слой оболочки фиброзный. *F* — поперечный разрѣзъ пыльника *Mentha aquatica*; *a* — археспорій, *t* — выстилающія клѣтки (tapetum) (по Вармингу).

развитія вполне гомологична съ исторіей развитія спорангіевъ папоротниковъ (см. рис. 81, 4). Пыльники возникаютъ у растений этихъ, подобно какъ у *Eusporangiat*'ныхъ папоротниковъ, изъ большой группы подкожныхъ клѣтокъ (см. рис. 84); въ развитомъ, но не вполне еще зрѣломъ микроспорангіи или пыльникѣ цвѣтковыхъ растений мы можемъ различить тѣ же три ткани, какъ и въ спорангіяхъ папоротниковъ, а именно. 1) археспорій (*a*) или внутренняя группа материнскихъ клѣтокъ микроспоръ или пыльцы, образующихся въ тетра-

дахъ путемъ четвертованія материнскихъ клѣтокъ (*sm*) археспорія; 2) ткань, окружающая археспорію и имѣющая внутреннія клѣтки въ видѣ такихъ же таблитчатыхъ или выстилающихъ клѣтокъ (*t*), какъ и у папоротниковъ; внутреннія изъ этихъ выстилающихъ клѣтокъ и ближайшія къ нимъ клѣтки, при созрѣваніи пыльника, расплываются; самыя же наружныя изъ нихъ получаютъ своеобразныя утолщенія и образуютъ такъ наз. „фиброзный слой“, при помощи котораго происходитъ раскрываніе или растрескиваніе

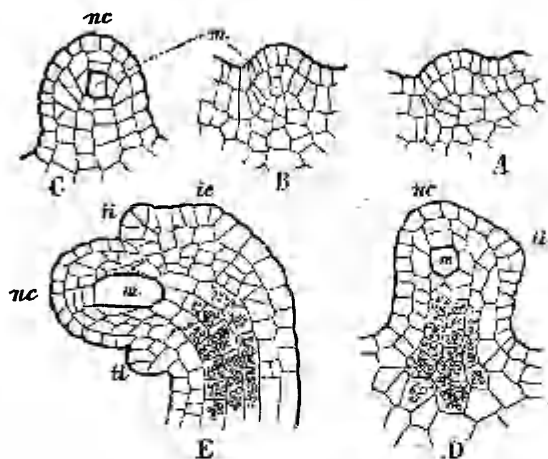


Рис. 85. *Ribes rubrum*. Первая стадія развитія сѣмяпочки. А — самая ранняя стадія. Е — самая поздняя стадія: *m* — археспорій (материнская клѣтка зародышеваго мѣшка); *nc* — ядро сѣмяпочки (nucellus); *i* — внутренний покровъ или интегументъ сѣмяпочки; *ie* — внѣшній покровъ сѣмяпочки (по Вармингу).

пыльника; 3) наружная ткань пыльника образуетъ его кожу.

У голосѣменныхъ пыльники развиваются по тому же закону, но у нѣкоторыхъ *Coniferae* (наприм., у *Cupressus*, у *Thuja* и у нѣкоторыхъ видовъ *Juniperus*) микроспорангии (пыльники), сидящіе на нижней сторонѣ микроспоролистика, прикрыты еще особымъ выростомъ,

представляющимъ, повидимому, продолженіе пластинчатой части микроспоролистика и гомологичнымъ покрывальцу (*indusium*) папоротниковъ. Такимъ образомъ въ этомъ отношеніи микроспоролистики хвойныхъ стоятъ еще ближе къ споролистикамъ папоротниковъ, чѣмъ тычинки покрытосѣменныхъ.

Гомологизація сѣмяпочекъ голосѣменныхъ и покрытосѣменныхъ растений съ макроспорангіями папоротникообразныхъ менѣе ясна, чѣмъ совершенно полная, только что описанная гомологія между микроспорангіями папоротникообразныхъ и пыльниками цвѣтковыхъ растеній. Но и здѣсь можно провести довольно явственные параллели.

Сѣмяпочки у большей части сѣменныхъ растеній возникаютъ на слегка выдающейся части плодолистика, называемой сѣмяносомъ или *placenta*. Сѣмяпочки возникаютъ, подобно спорангіямъ *Eusporangiat'*ныхъ папоротниковъ и пыльникамъ цвѣтковыхъ растеній, изъ группы клѣтокъ, лежащихъ подъ кожицей плодолистика (см. рис. 85, *A, B*). Сначала на поверхности плодолистика образуется небольшой бугорокъ, развивающійся въ послѣдствіи въ сѣмяножку (или *funiculus*), снабженную сосудистымъ пучкомъ и, вѣроятно, гомологичную тѣмъ возвышеніямъ (*tespasilum*), къ которымъ у папоротниковъ прикрѣпляются сорусы спорангіевъ (см. рис. 63 *r*, на стр. 63). На концѣ сѣмяножки образуется затѣмъ одинъ только макроспорангій, называемый здѣсь *nucellus* или ядромъ сѣмяпочки (см. рис. 85, *nc*). *Nucellus* сѣмяпочки возникаетъ дѣленіемъ клѣтокъ, вполне аналогичнымъ дѣленію, происходящему при возникновеніи пыльниковъ (*C, D, E*), съ тѣмъ только отличіемъ, что въ пыльникѣ образуется много клѣтокъ археспорія, дающихъ потомъ каждая по тетрадѣ микроспоръ (см. рис. 84 *a, sm*) или пылинокъ, въ сѣмяпочкѣ же возникаетъ небольшое количество клѣтокъ археспорія (см. рис. 85, *m*), изъ которыхъ въ послѣдствіи всѣ, за исключеніемъ одной лишь (*m*), не доразвиваются; развивающаяся же клѣтка не превращается въ тетраду, а вся цѣликомъ идетъ на образованіе одной макроспоры (*m*), называемой здѣсь зародышевымъ мѣшкомъ; у голосѣменныхъ оболочка зародышевого мѣшка бываетъ довольно толстою, раздѣленною на два слоя и отчасти кутикуляризированной, что больше сближаетъ зародышевый мѣшокъ голосѣменныхъ съ б. и. м. свободными макроспорами разнospоровыхъ папоротникообразныхъ. У покрытосѣменныхъ, наоборотъ, оболочка зародышевого мѣшка въ высшей степени тонкая, что несомнѣнно стоитъ съ филогенетически ранней утратой макроспорой покрытосѣменныхъ ея самостоятельности.

Такимъ образомъ мы видимъ, что соотношеніе между пыльникомъ и нуцеллусомъ сѣмяпочки такое же, какъ между микро- и макроспорангіемъ; въ пыльникѣ и въ микроспорангій возникаютъ многочисленныя споры, являющіяся результатомъ превращенія многочисленныхъ материнскихъ клѣтокъ археспорія въ тетрады. Въ сѣмяпочкахъ и въ макроспорангіяхъ происходитъ позднѣйшее отмираніе образовавшихся ма-

теринскихъ клѣтокъ археспорія, такъ что число макроспоръ низводится до одной (у *Salvinia*, *Marsilea*, голосѣменныхъ и покрытосѣменныхъ) или до 4 (у *Selaginella*, см. рис. 83), рѣже ихъ больше (у *Isoëtes*).

У папоротниковъ сорусы спорангіевъ бываютъ обыкновенно прикрыты особыми пленчатыми выростами споролистиковъ, называемыми покрывальцемъ или индузіумомъ (indusium) (см. рис. 63). У хвощей

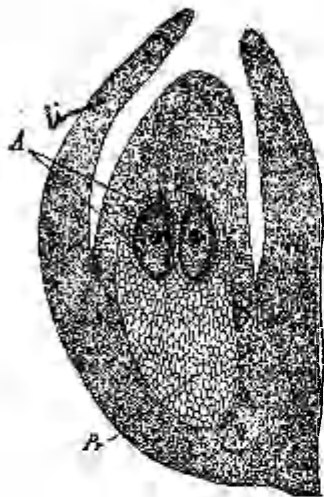


Рис. 86. Продольный разрѣзъ сѣмяпочки голосѣменнаго (ели): *Pr* — бѣлокъ или эндоспермъ, гомологъ женскаго предростка; *A* — архегонии или корпускулы; *ii* — интегументъ или покровъ сѣмяпочки (по Страсбургеру).

и плауновыхъ индузіумъ совсѣмъ не развивается; но у всѣхъ голосѣменныхъ и покрытосѣменныхъ растений у основанія nucellus'a сѣмяпочки, на верхнемъ концѣ сѣмяножки появляются особые выросты, въ видѣ валиковъ, разрастающіеся потомъ въ чашевидныя или мѣшковидныя образования, обрастающія и покрывающія собою въ видѣ особыхъ покрововъ или интегументовъ (см. рис. 85, *ii*, *ie*) весь нуцеллусъ сѣмяпочки, за исключеніемъ его вершины, гдѣ остается отверстие, называемое сѣмявходомъ или микропиле. Черезъ сѣмявходъ этотъ проникаетъ пыльцевая трубочка къ нуцеллусу сѣмяпочки до его зародышеваго мѣшка. У голосѣменныхъ имѣется всего одинъ покровъ сѣмяпочки или интегументъ (см. рис. 86, *ii*); у покрытосѣменныхъ — у однихъ имѣется два покрова — наружный и внутренний, у другихъ (наприм., у сростнолепестныхъ и нѣкоторыхъ раздѣльнолепестныхъ) — также одинъ всего интегументъ. Морфологическое значеніе интегументовъ сѣмяпочекъ, по мнѣнію многихъ ботаниковъ, равносильно индузіуму папоротниковъ. По своей формѣ и общему характеру, интегументы сѣмяпочекъ очень похожи на бокаловидные индузіумы нѣкоторыхъ папоротниковъ, наприм., *Hymenophyllaceae* или нѣкоторыхъ *Cyatheaceae* (см. рис. 87), а также съ ними сходны аналогичныя образования у разноспоровыхъ папоротниковъ — у *Salvinia* (см. рис. 27, *C*,

D, на стр. 32); гомологія интегументовъ сѣмяпочекъ съ этими индузіями весьма вѣроятна, но съ точностью доказана быть не можетъ, а потому другіе ботаники считаютъ интегументы сѣмяпочекъ за новообразование. Гёбель, наприм., подобно Страсбургеру, считаетъ всю сѣмяпочку гомологомъ одного макроспорангія, *integument*’ы же онъ разсматриваетъ, какъ новообразованія, не существующія у папоротниковъ; *finiculus*, по Гёбелю, гомологиченъ ножкѣ спорангія. По мнѣнію Гёбеля, интегументы сѣмяпочекъ отличаются отъ индузіумовъ папоротниковъ тѣмъ, что интегументы возникаютъ самостоятельно изъ нижней части зачатка самой сѣмяпочки, а у папоротниковъ индузіумъ представляетъ выростъ самого споролистика (см. рис. 63). Во всякомъ случаѣ, какъ бы мы ни толковали морфологическое значеніе интегументовъ сѣмяпочекъ, сама сѣмяпочка высшихъ растений есть несомнѣнно монангичный сорусъ, т. е. такой сорусъ спорангіевъ, который низведенъ до одного лишь спорангія; сорусъ этотъ сидитъ на *гесертасилум’ѣ*, какъ и у папоротниковъ, каковымъ *гесертасилум’омъ* является здѣсь, повидимому, *finiculus* сѣмяпочки, и окруженъ сорусъ этотъ однимъ или двумя бокаловидными или мѣшковидными покровами — интегументами, скорѣе всего гомологичными индузіуму папоротниковъ. Нуцеллусъ сѣмяпочки представляетъ единственный примѣръ такого макроспорангія, который никогда не открывается; макроспора остается внутри его, а самъ макроспорангій остается въ связи съ произведшимъ его материнскимъ растеніемъ, вслѣдствіе чего у сѣменныхъ растений необходимо совершенно иной способъ оплодотворенія, чѣмъ тотъ, какой наблюдается у мховъ и папоротникообразныхъ: пыльца или микроспора должна у сѣменныхъ растений пере-

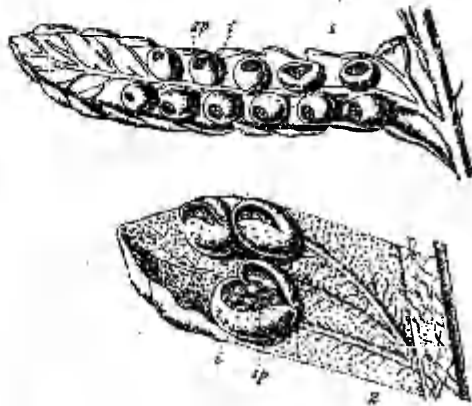


Рис. 87. 1. Доля листа *Cyathea elegans*. 2. То же *Cyathea Schiedei*; оба изъ сем. *Cyatheaceae* (по Гукеру); *i* — индузіумъ, *sp* — спорангіи.

тотъ, какой наблюдается у мховъ и папоротникообразныхъ: пыльца или микроспора должна у сѣменныхъ растений пере-

носиться къ сѣмяпочкѣ. Она и улавливается ими или прямо на сѣмявходѣ при помощи особой слизистой жидкости, выделяемой сѣмявходомъ голосѣменныхъ растений, или на рыльцѣхъ плодолистиковъ, что мы наблюдаемъ у многочисленныхъ покрытосѣменныхъ растений. Понятно, что послѣдній способъ улавливанія пыльцы болѣе совершенный, а потому покрытосѣменные и стоятъ выше, чѣмъ голосѣменные въ системѣ, и, различнымъ образомъ приспособляясь къ этому болѣе совершенному опыленію, не только ушли дальше голосѣменныхъ по пути эволюціи, но и выработали то огромное разнообразіе типовъ и формъ цвѣтковыхъ растений, которое характеризуетъ современный намъ растительный міръ.



Рис. 88. Живчикъ или сперматозоидъ *Ginkgo biloba*, увеличенный въ 520 разъ.

Вслѣдствіе необходимости улавливанія пыльцы либо сѣмявходомъ голыхъ сѣмяпочекъ, либо рыльцемъ пестика покрытосѣменныхъ растений, оплодотвореніе яйцевого аппарата сѣмяпочекъ помощью свободно плавающихъ въ водѣ сперматозоидовъ сдѣлалось у растений этихъ весьма неудобнымъ. Лишь немногія низшія голосѣменные, какъ *Ginkgo* или цикадовые сохранили въ себѣ этотъ архаическій способъ оплодотворенія при помощи свободно плавающихъ въ водѣ живчиковъ (см. рис. 88); у этихъ низшихъ голосѣменныхъ выработалась даже въ сѣмяпочкѣ ихъ особая камера, наполненная жидкостью, гдѣ свободно плаваютъ ихъ сперматозоиды, прежде чѣмъ они попадутъ въ корпскулы. Всѣ остальные голосѣменные (а ихъ большинство), а равно и огромная масса покрытосѣменныхъ растений утратила подвижность мужскихъ элементовъ, но зато выработала особое приспособленіе — образованіе пыльцевой трубочки. Пыльцевая трубочка бережно доноситъ оплодотворяющіе элементы (каковыми здѣсь являются вышеописанныя генеративныя ядра или клѣтки) до женскаго полового аппарата (до корпскулы или яйцевого аппарата покрытосѣменныхъ) и такимъ образомъ вполне надежно обезпечиваетъ и оплодотвореніе женскаго яйца сравнительно немногочисленными мужскими половыми продуктами (генеративными ядрами), и дальнѣйшее сложное развитіе глупо въ ткани растенія запятаннаго оплодотвореннаго яйца,

изъ котораго постепенно развивается сначала зародышъ, а затѣмъ изъ послѣдняго и все весьма сложно построенное безполое поколѣніе высшихъ растений.

Итакъ, мы видимъ, что какъ половое поколѣніе, такъ и безполое поколѣніе мховъ, папоротникообразныхъ, голосѣменныхъ и покрытосѣменныхъ растений построены по одному и тому же основному плану; но одни изъ этихъ растений осуществляютъ планъ этотъ въ простѣйшихъ формахъ, таковы мхи; другія же, путемъ цѣлаго ряда метаморфозъ, тотъ же основной планъ строенія осуществляютъ въ такихъ сложныхъ формахъ, что на первый взглядъ эти послѣднія растенія, цвѣтковые, ничего общаго съ первыми, съ мхами, не имѣютъ. И тѣмъ не менѣе цвѣтковые растенія черезъ папоротникообразныя и голосѣменные несомнѣнно филогенетически связаны съ мхами и представляютъ лишь высшее и сложнѣйшее проявленіе все того же основного плана строенія растенія, который въ простѣйшемъ своемъ видѣ проявляется уже у мховъ. Черезъ папоротникообразныя и голосѣменные мы имѣемъ самый постепенный морфологическій переходъ отъ мховъ къ высшимъ цвѣтковымъ растеніямъ, и переходъ этотъ нынѣ одинаково полно прослѣженъ, какъ вы видѣли, и въ половомъ, и въ безполомъ поколѣніи всѣхъ этихъ растений. Разница между этими двумя поколѣніями лишь та, что по мѣрѣ восхожденія отъ простѣйшихъ типовъ, какими несомнѣнно являются мхи, къ типамъ болѣе сложнымъ и совершеннымъ, къ высшимъ цвѣтковымъ растеніямъ, мы видимъ постепенное упрощеніе и утрату самостоятельности полового поколѣнія и его половыхъ органовъ, и, наоборотъ, постепенное усложненіе, расчлененіе и усовершенствованіе поколѣнія безполога и безполыхъ органовъ размноженія — микро- и макроспорангіевъ.

Вармингъ слѣдующими словами заканчиваетъ свою весьма изящно написанную главу о переходѣ отъ тайнобрачныхъ растений къ явнобрачнымъ, которую я вамъ изложилъ здѣсь почти цѣликомъ словами самого Варминга:

„Наиболѣе характерное отличіе явнобрачныхъ растений отъ тайнобрачныхъ, говоритъ Вармингъ, представляетъ всетаки не цвѣтокъ, хотя названіе ихъ „цвѣтковыми растеніями“ весьма удачно, а другія особенности. Нѣкоторое подобіе цвѣтка, а именно сильно метаморфозированные вос-

производящіе побѣги, подобные цвѣтку нѣкоторыхъ голосѣменныхъ и другихъ явнобрачныхъ, встрѣчаются и у хвощовыхъ, и у плауновыхъ. Отличительныя же особенности явнобрачныхъ растений представляетъ половое поколѣніе, а именно: 1) слабое развитіе его; 2) необходимость переноса микроспоръ (пыльцы) къ макроспорангію; образованіе, при прорастаніи микроспоръ, пыльцевой трубки (антеридія), въ которой не образуются обыкновенно (за малыми исключеніями — *Ginkgo*, *Cycadaceae*) сперматозоиды; 3) то, что макроспора (зародышевый мѣшокъ) не покидаетъ спорангія (puscellus); 4) замѣчательное развитіе бѣлка (endospermium) въ два періода у покрытосѣменныхъ и 5) слабая степень развитія архегонія у этихъ же растений“.

„Для безполога поколѣнія явнобрачныхъ растений наиболѣе характерно то, что оно образуется у нихъ еще во время нахожденія спорангія на материнскомъ растеніи и нѣкоторое время питается на счетъ этого послѣдняго, и во-вторыхъ то, что, послѣ обособленія спорангія отъ материнскаго растенія, безполое поколѣніе, въ видѣ зародыша, переживаетъ, смотря по обстоятельствамъ, болѣе или менѣе продолжительный періодъ покоя, находясь въ сѣмени, и только при прорастаніи этого послѣдняго появляется на свѣтъ. Наконецъ, кромѣ всего этого характерно еще то, что побѣги, несущіе спорангіи, у явнобрачныхъ гораздо сильнѣе метаморфозированы, чѣмъ у тайнобрачныхъ растений“.

Лекція пятая.

Филогенетическое родство и происхождение важнѣйшихъ группъ архегоніатныхъ и по- крытосѣменныхъ растений.

Выясненіе филогенетическихъ отношеній покрытосѣменныхъ другъ къ другу и покрытосѣменныхъ къ болѣе низшимъ растительнымъ группамъ является одной изъ труднѣйшихъ задачъ современной систематики, а между тѣмъ удовлетворительное рѣшеніе этой задачи должно подобрать ключъ къ установленію той болѣе естественной системы цвѣтковыхъ растений, чѣмъ имѣемъ мы до сихъ поръ. Какъ всякое другое филогенетическое изысканіе, и филогенезисъ въ области цвѣтковыхъ растений базируется на цѣломъ рядѣ болѣе или менѣе совершенно разработанныхъ нынѣ ботаническихъ дисциплинъ; таковы — сравнительная морфологія, эмбриологія, палеонтологія, анатомія растений съ систематической точки зрѣнія, экологія и географія растений. Для группы архегоніатныхъ растений могучимъ методомъ установленія филогенетическаго родства формъ и типовъ являются палеонтологія и эмбриологія. Изученіе исторіи развитія макро- и микроспоръ и изученіе исторіи развитія зародыша изъ оплодотвореннаго яйца архегонія даютъ намъ цѣнныя указанія относительно взаимнаго родства и происхожденія архегоніатныхъ растений, въ особенности папоротникообразныхъ и голосѣменныхъ растений. Данные, добытыя эмбриологическими изслѣдованіями, отчасти сравнительно-морфологическими, находятъ себѣ блестящее подтвержденіе въ изученіи

ископаемыхъ формъ съ древнѣйшихъ геологическихъ отложений, и все это находится вмѣстѣ съ тѣмъ въ полномъ соотвѣтствіи съ новѣйшими детальными изслѣдованіями въ области анатомическаго строения, главнымъ образомъ, стеблей и

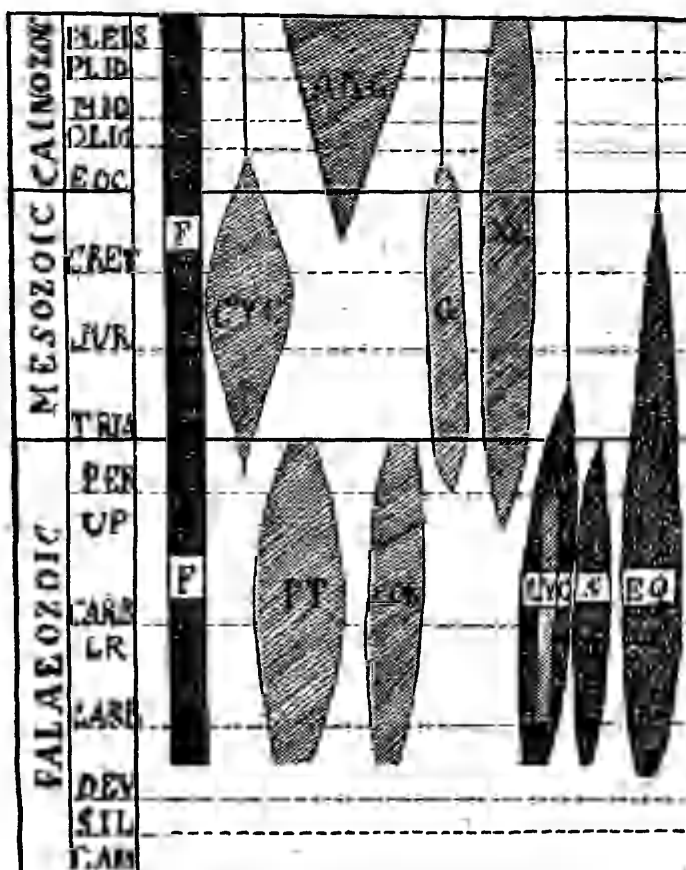


Рис. 89. Схема развития растительнаго царства съ древнѣйшихъ геологическихъ временъ, по Oliver: ANG — *Angiospermae*, CON — *Coniferae*, COR — *Cordaiteae*, CYC — *Cycadophyta*, EQ — *Equisetinae*, F — *Filicinae*, G — *Ginkgoales*, LYC — *Lycopodiinae*, PT — *Pteridospermae* или *Cycadofilices*, S — *Sphenophyllales*.

проводящихъ пучковъ, какъ формъ ископаемыхъ, такъ и нынѣ живущихъ. Въ настоящее время мы можемъ, на основаніи такихъ эмбріологическихъ, сравнительно-морфологическихъ, анатомическихъ и палеонтологическихъ изслѣдованій не только нарисовать общую картину исторіи развитія въ особенности

высшихъ архегоніатъ (папоротникообразныхъ, голосѣменныхъ съ древнѣйшихъ, доступныхъ изслѣдованію временъ жизни нашей планеты, но и проникнуть во многія детали этого эволюціоннаго процесса. Изъ прилагаемой при семъ схемѣ (см. рис. 89) мы видимъ, что въ древнѣйшія времена жизни нашей планеты, въ палеозойскую эру, преобладали на земномъ шарѣ птеридоспермы (PT), т. е. папоротники, размножав-

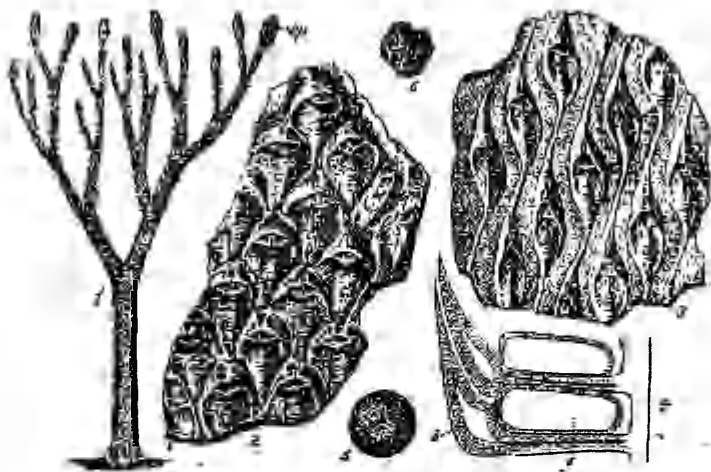


Рис. 90. *Lepidodendraceae*. Фиг. 1 — реставрація растенія съ плодущими колосками (*sp*), сильно уменьшено. Фиг. 2 — *Lepidodendron Volkmanianum*, кусокъ поверхности стебля съ листовыми рубцами, уменьш. Фиг. 3 — *L. Veltheimii*, кусокъ поверхности стебля съ листовыми рубцами, уменьшено. Фиг. 4 — шлифъ двухъ споролистиковъ (*b*) *Lepidostrobus*, съ спорангиями (*s*), увелич. (по Гукеру). Фиг. 5 — макроспора, фиг. 6 — микроспоры *Lepidostrobus*, увелич. (по Шимперу).

шіеся сѣменами (см. рис. 93), кордаиты (*COR*), т. е. древнѣйшія голосѣменные (см. рис. 91), ликопоидея (*LYC*) (см. рис. 90), хвощи (*EQ*), папоротники (*E*) и небольшая группа папоротникообразныхъ — *Sphenophyllales* (*S*) (см. рис. 95). Изъ этихъ шести основныхъ группъ архегоніатныхъ растеній палеозойской эры птеридоспермы, кордаиты и *Sphenophyllales*, повидимому, въ течение этой эры не только достигли максимума развитія, но въ концѣ ея и закончили свое существованіе, давъ въ свою очередь съ одной стороны (птеридоспермы) начало цикадовымъ (*CYC*) (см. рис. 96), съ другой стороны (кордаиты, см. рис. 91) — гинкговымъ (*G*) (см. рис. 94) и хвойнымъ (*CON*). Эти три новыхъ группы архегоніатныхъ, возникнувъ въ

концѣ палеозойской эры (въ пермскій періодъ или въ самыя послѣднія времена верхне-каменноугольнаго періода — хвойныя), максимума своего развития достигаютъ въ мезозойскую эру (въ особенности цикадовые). Ликоподіевыя и хвощи постепенно вымираютъ въ течение мезозойской эры, въ особенности первыя, однако единичные представители этихъ двухъ группъ архегоніатныхъ растений доживаютъ и до нашихъ дней. Весьма равномерно продолжаютъ развиваться



Рис. 91. Кордаиты — *Cordaites*: 1. — вѣтвь *Cordaites laevis* съ соцвѣтіями (J) и съ боковой вѣтвью (Z). 2 - часть той же вѣтви, несущая, вѣроятно, мужской побѣгъ. 3 — Продольный нлифъ мужского побѣга (цвѣтка) *C. Penzance*: a — пылцелистики или микроспоролистики, b — кроющие листья. (Фиг. 1—2 — по Grand Eury, фиг. 3 — по Renault).

не только въ палеозоѣ, но и въ мезозоѣ и кайнозоѣ вплоть до нашихъ дней — папоротники (F). Однако и среди папоротниковъ есть группы болѣе древнія и болѣе современные. Какъ показываетъ схема 2-я (рис. 92), въ палеозоѣ главную массу папоротниковъ составляютъ птеридоспермы или *Cycadofilices* (см. рис. 93), т. е. папоротники съ сѣменами, и группа *Primofilices* — первичныхъ папоротниковъ. Типовъ современныхъ папоротниковъ въ палеозоѣ еще очень мало. Въ верхне-каменноугольномъ періодѣ м. б. появляются первые предки нынѣшнихъ эуспорангіатныхъ папоротниковъ, а

въ пермскомъ періодѣ, м. б. лишь въ самомъ концѣ верхне-каменноугольнаго періода, начинается развиваться преобладающій нынѣ типъ лептоспорангіатныхъ папоротниковъ.

Насколько для палеозойской эры характерны главнымъ образомъ изъ архегоніатныхъ — папоротникообразныя, хотя и представленныя въ эти отдаленныя отъ насъ времена б. ч. чуждыми намъ типами, настолько же для мезозоя характерны главнымъ образомъ голосѣмныя. Палеозой — эра папо-

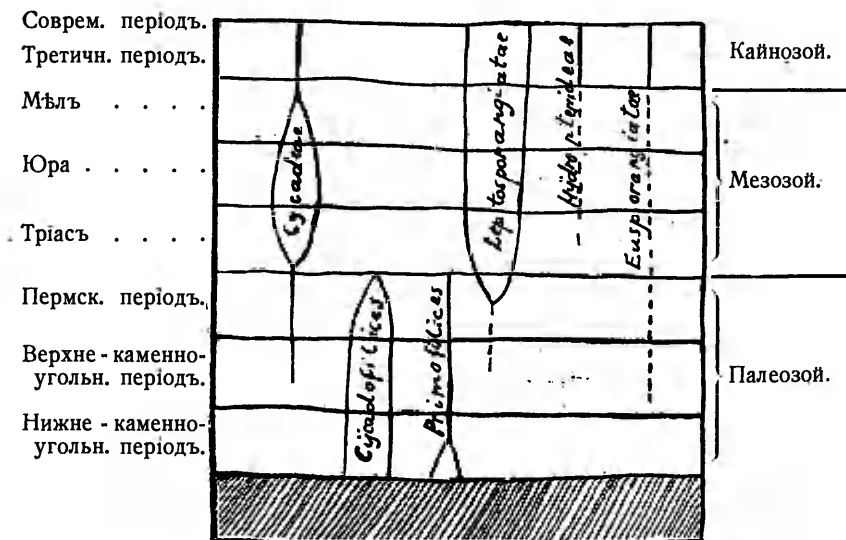


Рис. 92. Схема развития папоротникообразныхъ съ древнѣйшихъ геологическихъ временъ (по Арберу).

ротникообразныхъ, мезозой — эра голосѣмныхъ. Среди нихъ въ особенности преобладаютъ цикадовыя, затѣмъ значительно развиты гинкговыя и довольно значительную роль въ мезозоѣ играютъ уже и хвойныя. Эти послѣдшія продолжаютъ свое развитіе дальше и въ кайнозойской эрѣ, вплоть до нашихъ дней, тогда какъ цикадовыя и гинкговыя къ концу мезозоя начинаютъ вымирать, въ началѣ кайнозоя (въ эоценѣ) еще встрѣчаются, хотя и въ обѣдненномъ видѣ, и до нашихъ дней доживаютъ лишь единичные представители обширной мезозойской группы цикадовыхъ и одинъ всего представитель гинкговыхъ (*Ginkgo biloba*, см. рис. 94). Ликоподіевыя въ теченіе мезозоя и кайнозоя и до нашихъ дней сохранились лишь сравнительно немногочислен-

ными представителями; хвощи въ мезозоѣ представлены значительно бѣднѣе, чѣмъ въ палеозоѣ, а въ теченіе третичнаго періода и до современной эпохи они доживаютъ лишь въ видѣ единичныхъ представителей.

Папоротники въ мезозоѣ и кайнозоѣ представлены столь же обильно, какъ и въ палеозоѣ. Но на мѣсто вымершихъ къ началу мезозоя древнихъ типовъ — *Cycadofilices* и *Primo-filices*, въ теченіе мезозоя усиленно развиваются лептоспоран-

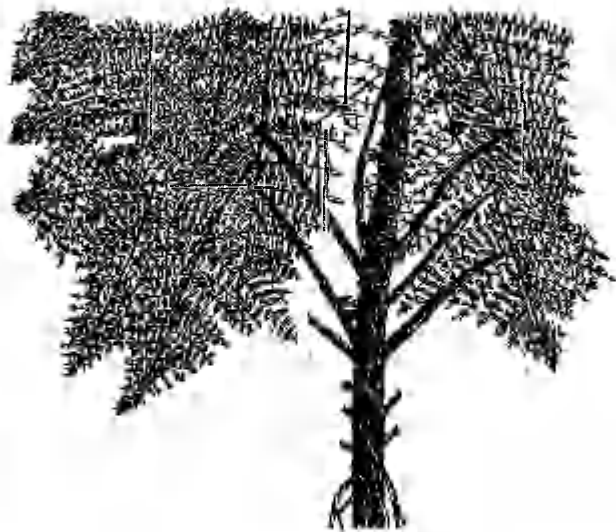


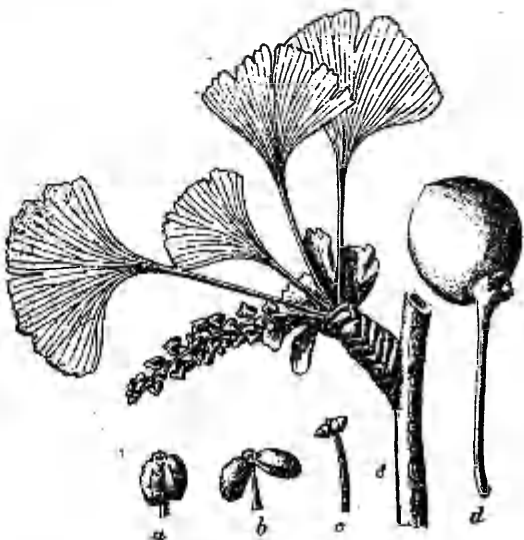
Рис. 93. Папоротникъ изъ группы птеридоспермовыхъ. Реставрація *Lyginodendron Oldhamium* (по Scott'y). Видны: стебель, придаточные корни и листья. Въ верхней части рисунка видны плодущіе листья съ плоско-видными органами, заключающими сѣмена.

гиатные папоротники, которые и нынѣ играютъ главнѣйшую роль среди папоротниковой флоры земного шара. *Eusporangatae* и *Hydropterideae* — два типа папоротникообразныхъ, имѣющие для насъ особое значение при выясненіи вопроса о переходѣ между тайнобрачными и явнобрачными, достигаютъ максимума развитія въ кайнозоѣ, хотя ихъ предки появляются раньше, въ мезозоѣ (*Hydropterideae*) и даже палеозоѣ (*Eusporangatae*).

Надо еще два слова сказать о цикадовыхъ. Цикадовыя — эти древнѣйшія голосѣменные, наиболѣе близко стоящія къ папоротникообразнымъ, особенно широко развились въ мезозоѣ, именно, въ теченіе юрскаго періода; ихъ сравнительно меньше

въ триасѣ и мѣловомъ періодѣ, но все же и въ эти два періода цикадовые играли значительную роль въ растительномъ покровѣ земного шара. Въ палеозоѣ они встрѣчаются лишь единично, морфологически связываясь съ палеозойскимъ типомъ птеридоспермовыхъ или *Cycadofilices* (см. рис. 93) и, слѣдовательно, филогенетически происходя изъ послѣдняго. Въ кайнозоѣ цикадовые быстро вымираютъ; они еще встрѣчаются въ эоценѣ, но въ миоценѣ, пліоценѣ и до нашихъ дней ихъ сохранилось очень немного.

Среди цикадовыхъ мы можемъ различить типъ настоящихъ цикадовыхъ, который въ видѣ единичныхъ представителей дожилъ и до нашихъ дней (см. рис. 96), и вымершій типъ *Bennettitales* (см. рис. 97), существовавшій лишь въ мезозоѣ и значительно отличающійся отъ цикадовыхъ собственно. Этотъ послѣдній типъ особенно для насъ важенъ, ибо, какъ показы-



ваютъ новѣйшія изслѣдованія, изученіе *Bennettitales* даетъ ключъ къ пониманію происхожденія настоящихъ цвѣтковыхъ растений.

Изъ приведенной только что въ самыхъ общихъ чертахъ исторіи архегонiatныхъ растений мы видимъ, что уже на основаніи однихъ палеонтологическихъ данныхъ мы можемъ довольно ясно представить себѣ всю сложную исторію развитія архегонiatныхъ растений, начиная съ древнѣйшихъ временъ, съ девонскаго періода. Эти палеонтологическія данныя блестящимъ образомъ подтверждаются данными эмбриологическими (исторіей развитія микро- и макроспоръ), сравнительно-анатомическими и сравнительно-морфологическими,

Рис. 94. *Ginkgo biloba*: ♂ — мужск. побѣгъ; а, б — пыльники; с — женскій побѣгъ; д — сѣмя.

и, какъ я уже сказалъ выше, исторія развитія архегоніатныхъ растений является нынѣ наиболѣе выясненной изъ всѣхъ другихъ отдѣловъ растительнаго царства. Тутъ многое уже для насъ ясно, и каждое новое изслѣдованіе въ этой области лишь дополняетъ общую картину, не нарушая ее и освѣщая все новыми и новыми деталями, дополняющими общую картину филогенеза архегоніатныхъ растений.

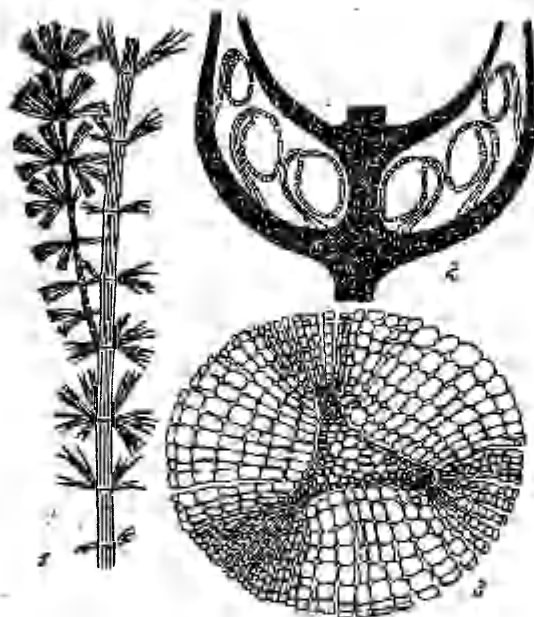


Рис. 95. *Sphenophyllaceae*. Фиг. 1 — часть *Sphenophyllum cuneifolium* (по Цейллеру). Фиг. 2 — схематическій продольный разрѣзъ части колоска того-же растения (по Потонье). Фиг. 3 — поперечный разрѣзъ древесной части стебля *Sph. plurifoliatum* (по Вильямсону и Скотту).

Можемъ ли мы то же самое сказать о цвѣтковыхъ растеніяхъ (покрытосѣменныхъ)? Къ сожалѣнію, далеко нѣтъ. Для выясненія филогенеза покрытосѣменныхъ растений мы прибѣгаемъ къ тѣмъ же методамъ изученія вопроса, какъ и для выясненія филогенеза архегоніатъ; но здѣсь эти методы пока б. ч. молчатъ и не говорятъ намъ столь многого, какъ тамъ.

Палеонтология показываетъ намъ, что покрытосѣменные появляются на

земномъ шарѣ сразу, какъ *deus ex machina*, во второй половинѣ мѣлового періода, т. е. въ концѣ мезозоя (см. рис. 89, *ANG*). Они очень быстро развиваются уже въ началѣ кайнозоя и, примѣрно, начиная съ миоцена, а м. б. и раньше, дѣлаются доминирующими во флорахъ всѣхъ странъ, значительно оттѣсняя на задній планъ и голосѣменные, и папоротникообразныя. Покрытосѣменные, появляясь сразу въ мѣловомъ періодѣ и быстро достигая преобладанія въ течение третичнаго періода, встрѣчаются тамъ въ тѣхъ же типахъ, какъ и боль-

шинство нынѣ живущихъ формъ этого отдѣла растительнаго царства. Ни вымершихъ, угасшихъ типовъ покрытосѣменныхъ, ни переходныхъ формъ между ними и голосѣмными или папоротникообразными мы не знаемъ. Камень прежнихъ давно-прошедшихъ вѣковъ молчитъ и не рассказываетъ намъ краснорѣчиво, какъ въ теченіе временъ развились цвѣтковыя растенія, какъ произошелъ ихъ удивительный органъ — цвѣтокъ, эта краса и чудо современнаго растительнаго міра.

Насколько мало помогаетъ намъ въ филогенетическихъ изслѣдованіяхъ покрытосѣменныхъ растений палеонтология, настолько же безмолвствуетъ въ этомъ отношеніи и другой важный методическій пріемъ — эмбриология.

Исторія развитія микроспоры (т. е. пыльцы) и макроспоры (т. е. зародышеваго мѣшка сѣмяпочки) покрытосѣменныхъ въ огромномъ большинствѣ случаевъ, за малыми исключеніями, протекаетъ у всѣхъ покрытосѣменныхъ настолько однообразно и по одному общему типу, что эмбриологическій методъ при примѣненіи его къ покрытосѣменнымъ можетъ дать намъ самое большее — это указаніе на извѣстное, хотя бы и болѣе отдаленное родство покрытосѣменныхъ съ какими-то голосѣ-



Рис. 96. *Bowenia spectabilis* — одно изъ современныхъ цикадовыхъ. Справа женское растеніе, значительно уменьшенное. Слева женская шишка въ половину естественной величины; а — плодолистикъ, б — молодая мужская шишка, уменьшена; г, д, е — микроспоролистики снизу, сверху и сбоку.

менными, но съ какими именно — этого эмбриологія сама по себѣ намъ не выясняетъ. Для установленія же филогенетическаго родства между отдѣльными группами самихъ покрытосѣменныхъ эмбриологическій методъ почти совершенно не пригоденъ.



Рис. 97. *Williamsonia gigas* — реставрація одного изъ вымершихъ представителей группы *Vennettitales* (по Вильямсону); виденъ высокій древовидный стебель съ ромбическими листовыми слѣдами, крона изъ крупныхъ перистыхъ листьевъ, типа *Zamia*, и шаровидная чешуйчатая пло-
доносица.

Такимъ образомъ для выясненія филогенетическаго родства отдѣльных группъ покрытосѣменныхъ, равно и для выясненія вопроса о происхожденіи покрытосѣменныхъ отъ архегоніатъ, остаются менѣе надежные методы — сравнительной морфологии и анатоміи. Къ этимъ двумъ методамъ, имѣющимъ особое значеніе въ систематикѣ покрытосѣменныхъ (цвѣтковыхъ) растений, здѣсь съ успѣхомъ присоеди-
няются методы экологическій и ботанико-географическій, но **вполнѣ** понятно, что эти два ме-

тода въ общихъ вопросахъ филогенеза крупныхъ растительныхъ группъ не могутъ замѣнить собою тѣ первенствующей важности методы, какіе даются изученіемъ эмбриологіи и ископаемыхъ растительныхъ остатковъ.

Къ этому надо прибавить, что изъ всѣхъ отдѣловъ растительнаго царства, вполнѣ естественно, наибольшимъ разнообразіемъ въ морфологическомъ строеніи отличаются именно покрытосѣменные (цвѣтковые) растения. Многочисленные морфологическіе признаки цвѣтковыхъ растений

являются при этомъ не только выраженіемъ ихъ болѣе сложнаго строенія, ихъ болѣе высокой въ филогенетическомъ смыслѣ организаціи, но и пріобрѣтенной ими способности болѣе широкаго приспособленія къ болѣе разнообразнымъ условіямъ существованія. И намъ весьма трудно бываетъ, изучая тотъ или иной типъ цвѣтковаго растенія, выдѣлить среди морфологическихъ признаковъ его признаки приспособительные отъ признаковъ первоначальныхъ, организаціонныхъ. А безъ этого, запутываясь въ безчисленныхъ комбинаціяхъ признаковъ, мы зачастую субъективно или произвольно рѣшаемъ — является ли данный типъ цвѣтковаго растенія первобытнымъ, исходнымъ или новѣйшимъ, производнымъ. Эта субъективность въ рѣшеніи основныхъ филогенетическихъ вопросовъ систематики цвѣтковыхъ растений усугубляется еще тѣмъ обстоятельствомъ, что, какъ можно уже теперь судить, эволюція цвѣтковыхъ растений не только шла гораздо болѣе быстрымъ темпомъ, чѣмъ эволюція архегоніатъ, но и гораздо болѣе разнообразными путями. Наряду съ прогрессивнымъ развитіемъ того или иного типа подъ вліяніемъ опредѣленныхъ общихъ условій существованія, мы среди цвѣтковыхъ растений имѣемъ многочисленные случаи регрессивнаго развитія, ведущаго иногда къ упрощенію морфологической организаціи при приспособленіи къ новымъ условіямъ существованія (наприм., подъ вліяніемъ возвращенія къ водному образу жизни или къ опыленію при помощи вѣтра). Все это, вмѣстѣ съ закономъ корреспондирующихъ стадій развитія и гомоплазіей¹⁾, дѣлаетъ изученіе филогеніи цвѣтковыхъ растений наиболѣе труднымъ въ систематикѣ растений, а слѣдовательно, и естественную систему цвѣтковыхъ растений наименѣе до сихъ поръ разработанной и носящей въ себѣ еще много либо искусственнаго, либо субъективнаго.

Къ числу искусственныхъ сторонъ системы цвѣтковыхъ растений я долженъ прежде всего отнести съ замѣчательнымъ упорствомъ удерживаемое до сихъ поръ всѣми безъ исключенія систематиками дѣленіе покрытосѣменныхъ растений на однодольныя и двудольныя растенія. Это дѣ-

1) См. E. A. N. Arber und J. Parkin. Der Ursprung der Angiospermen. — Oesterr. Bot. Zeitschr. 1908, № 3, стр. 96—97.

леніе, нанедшее себѣ мѣсто въ самыхъ первыхъ попыткахъ установленія естественной системы растений (у Ант. Лавр. де Жюссье — въ 1789 г.) и безусловно принимаемое всѣми новѣйшими систематиками, по моему мнѣнію, безусловно не отвѣчаетъ требованіямъ естественной филогенетической системы; но къ этому вопросу мы еще вернемся подробнѣе въ одной изъ слѣдующихъ лекцій. Теперь вкратцѣ остановимся лишь на вопросѣ, какое значеніе придаютъ различные систематики этимъ двумъ искусственнымъ группамъ покрытосѣменныхъ растений.

Сначала предполагали, что однодольныя растенія примитивнѣе, проще двудольныхъ, что они представляютъ, слѣдовательно, болѣе ранній типъ развитія цвѣтковыхъ растений. Ихъ ставили въ системѣ передъ двудольными, непосредственно за голосѣнными. Однако, изученіе какъ морфологическихъ признаковъ двудольныхъ и однодольныхъ, такъ и палеонтологическихъ находокъ тѣхъ и другихъ, не подтвердило этого положенія однодольныхъ въ системѣ. Принимая, что двудольныя растенія возникли во второй половинѣ мѣловой эпохи, многіе фитопаалеонтологи старой школы указывали на нахожденіе однодольныхъ еще въ болѣе древнихъ отложеніяхъ, чѣмъ мѣловыя. Однако, критическое изученіе этихъ болѣе древнихъ ископаемыхъ ясно показало, что принимаемая за остатки однодольныхъ они однако отнюдь къ нимъ не относятся; это — либо остатки древнихъ голосѣнныхъ (наприм., кордаитъ, см. рис. 91, на стр. 84), либо точно неопредѣлимые растительные остатки. Въ настоящее время большинство фитопаалеонтологовъ принимаетъ, что однодольныя и двудольныя появились одновременно въ мѣловую эпоху и уже въ эту эпоху были выражены формами, довольно близкими къ современнымъ.

Съ другой стороны детальное морфологическое изученіе однодольныхъ и двудольныхъ показываетъ намъ, что это какъ бы двѣ параллельныя въ морфологическомъ отношеніи группы. И тѣ, и другія имѣютъ типы съ довольно простымъ устройствомъ цвѣтовъ, съ однимъ покровомъ или совсѣмъ безпокровные, очень часто приспособленные къ опыленію при помощи вѣтра (раздѣльнополые); отъ такихъ болѣе простыхъ и, какъ нерѣдко думали, первоначальныхъ формъ мы и среди однодольныхъ, и среди двудольныхъ имѣемъ

довольно постепенный морфологический переход к растениям с цветами двупокровными свободнолепестными, затем спайнолепестными. Высшие однодольные, равно как и многие высшие двудольные, представлены цветами зигоморфными, сложно приспособленными к перекрестному опылению при помощи определенных насекомых (наприм., орхидные среди однодольных, см. рис. 98).

На основании таковых палеонтологических и морфологических данных составилось убеждение, что однодольные и двудольные — два параллельных в филогенетическом отношении ряда, не зависящих друг от друга, одновременно происшедших в мѣловую эпоху из неизвестных предков и пошедших параллельно по пути эволюции. При этом однодольные в системѣ покрытосеменных ставили передъ двудольными, непосредственно за голосеменными, но не какъ выражение того, что этотъ рядъ покрытосеменных растений моложе и примитивнѣе двудольныхъ,

а какъ выражение того, что въ общемъ двудольные разнообразнѣе однодольныхъ и ушли дальше по пути развития, чѣмъ болѣе однообразная параллельная имъ сестринская группа — однодольныхъ. Но когда приступили къ болѣе детальному изучению обоихъ параллельныхъ рядовъ покрытосеменныхъ растений — однодольныхъ и двудольныхъ растений, съ цѣлью выяснения филогенетической связи ихъ съ предшествующей группой голосеменныхъ, то оказалось съ одной стороны, что однодольные никакъ нельзя связать съ голосеменными растениями, ни съ нынѣ живущими, ни



Рис. 98. Зигоморфные, приспособленные к перекрестному опылению при помощи насекомых цветы орхиднаго — *Stanhopea oerulata* Lindl. (по фотографии П. П. Попова съ живого экземпляра изъ оранжереи Юрьевского Ботаническаго Сада).

съ ископаемыми, тогда какъ съ другой стороны среди двудольныхъ открыто было не мало типовъ, съ бѣльшей или мѣньшей натяжкой представляющихъ типы переходные къ голосѣмненнымъ. Такимъ образомъ изъ двухъ параллельныхъ группъ покрытосѣмненныхъ растений двудольныя въ своихъ низшихъ типахъ ниже простѣйшихъ однодольныхъ, а въ своихъ высшихъ типахъ гораздо сложнѣе и разнообразнѣе высшихъ однодольныхъ. Это морфологическое сравненіе двухъ параллельныхъ типовъ покрытосѣмненныхъ цвѣтковыхъ растений можно было бы филогенетически выразить слѣдующей схемой (см. рис. 99), которая показываетъ, что



Рис. 99. Схема филогенетическаго родства однодольныхъ и двудольныхъ съ голосѣмненными.

однодольныя и двудольныя произошли отъ голосѣмненныхъ независимо другъ отъ друга, что переходъ отъ голосѣмненныхъ къ двудольнымъ черезъ низшіе представители послѣднихъ сравнительно довольно постепенный, и что двудольныя, эволюціонируя изъ наибѣлье примитивныхъ своихъ формъ, въ концѣ концовъ

ушли по пути эволюціи гораздо дальше однодольныхъ и являются и нынѣ, какъ и въ третичномъ періодѣ, преобладающимъ и болѣе разнообразнымъ типомъ цвѣтковыхъ растений. Что касается однодольныхъ, то простѣйшихъ однодольныхъ, связывающихъ рядъ этотъ съ голосѣмненными, мы не знаемъ, ни среди нынѣ живущихъ формъ, ни среди ископаемыхъ формъ; морфологическій гіатусъ между однодольными и голосѣмненными гораздо шире морфологическаго гіатуса между двудольными и голосѣмненными, а сами однодольныя въ дальнѣйшемъ развитіи своемъ не ушли такъ далеко по пути эволюціи, какъ двудольныя, являясь и нынѣ, какъ и въ прежнія геологическія эпохи, типомъ болѣе замкнутымъ, игравшимъ вообще второстепенную побочную роль въ исторіи развитія цвѣтковыхъ растений на земномъ шарѣ.

Поэтому все вниманіе при рѣшеніи вопроса о происхожденіи цвѣтковыхъ растений изъ голосѣмненныхъ (или м. б. изъ папоротникообразныхъ?) должно было сосредоточиться на

изученіи низшихъ двудольныхъ растений. Но какія же двудольныя растенія должны мы считать низшими? Въ чемъ именно заключаются признаки болѣе низкой организаци цвѣтковаго — въ частности двудольнаго растенія? Этотъ вопросъ вмѣстѣ съ тѣмъ есть вопросъ и о происхожденіи цвѣтка покрытосѣменныхъ растений вообще и вмѣстѣ съ тѣмъ вопросъ о томъ, какой именно типъ цвѣтка должны мы считать примитивнымъ, исходнымъ? Такъ какъ ни палеонтологія, ни сравнительная эмбриологія, какъ мы видѣли уже выше, не даютъ намъ отвѣта на этотъ кардинальный вопросъ филогенетической систематики цвѣтковыхъ растений, то въ нашемъ распоряженіи остается въ качествѣ основного метода рѣшенія его — методъ сравнительно-морфологическій, методъ изученія цвѣтка и его діаграммы; и, рѣшивъ вопросъ морфологическимъ путемъ, мы можемъ, въ качествѣ побочныхъ доказательствъ, примѣнить уже и другіе методы, какъ-то: экологическій, ботанико-географическій и проч.

Посмотримъ же, какихъ взглядовъ держались различные систематики, пытавшіеся создать естественную систему растительнаго царства, на то, какіе именно цвѣты двудольныхъ надо считать наиболѣе примитивными, а слѣдовательно, и исходными, начальными типами покрытосѣменныхъ растений?

Обозрѣвая общимъ взглядомъ все разнообразіе двудольныхъ растений, выражающееся въ особенности въ строеніи ихъ цвѣтовъ и діаграммъ этихъ цвѣтовъ, мы можемъ разнообразіе это свести къ нѣкоторымъ однако общимъ началамъ и такимъ образомъ соединить различныя естественныя семейства двудольныхъ въ болѣе или менѣе естественныя крупныя группы или подклассы.

Здѣсь заслуживаетъ вниманія прежде всего система Августа Пирама де Кандолля, основанная въ 1819 году. Эта система едва-ли преслѣдовала цѣли филогенетическія, но она проведена была на обширномъ фактическомъ матеріалѣ въ его знаменитомъ сочиненіи „*Prodromus systematis naturalis regni vegetabilis*“; она въ свое время была общепризнанной и, несомнѣнно, должна была оставить по себѣ глубокій слѣдъ въ умахъ систематиковъ.

Де Кандолль весь классъ двудольныхъ растений подраздѣлилъ на 4 подкласса: на *Thalamiflorae*, *Calyciflorae*, *Corolliflorae* и *Monochlamydeae*.

Къ *Thalamiflorae* относятся имъ тѣ семейства двудольныхъ съ раздѣльнолепестнымъ вѣнчикомъ, лепестки и тычинки которыхъ прикрѣплены къ цвѣтоложу; къ *Calyciflorae* тѣ семейства съ раздѣльнолепестнымъ вѣнчикомъ, у которыхъ лепестки и тычинки прикрѣпляются къ сростнолистной чашечкѣ; къ *Corolliflorae* относятся сем. двудольныхъ съ сростнолепестными вѣнчиками, причемъ тычинки б. ч. прирастаютъ къ трубкѣ вѣнчика; наконецъ, къ *Monochlamydeae* относятся де Кандоллемъ растенія съ цвѣтами однопокровыми или даже безъ покрововъ. Эти растенія имѣютъ съ формально-морфологической точки зрѣнія самые простые цвѣты среди двудольныхъ; тутъ, кромѣ простоты организации цвѣтовъ, бросается въ глаза еще то, что часто цвѣты бываютъ раздѣльнополые и приспособленные къ опыленію при помощи вѣтра.

Эндлихеръ (при содѣйствіи Унгера) въ 1836—43 годахъ создаетъ свою восходящую естественную систему, въ которой двудольныя (называемыя имъ *Acramphibrya*) подраздѣляются на 4 когорты: *Gymnospermae*, *Apetalae*, *Gamopetalae* и *Dialypetalae*. Почти одновременно съ Эндлихеромъ, въ 1843 году, А. Броньяръ опубликовалъ свою восходящую естественную систему, въ которой двудольныя подраздѣлялись на *Angiospermes* и *Gymnospermes*, а первыя на *Gamopetales* и *Dialypetales*. Системы Эндлихера и Броньяра, такъ же какъ и систему А. П. де Кандолля, нельзя считать филогенетическими, ибо въ тѣ времена ученія объ эволюціи органическаго міра еще не было, и авторы всѣхъ этихъ системъ, не задаваясь вопросами о происхожденіи растительнаго царства, старались установить линію морфологическую близость растительныхъ формъ другъ съ другомъ. Въ этомъ отношеніи и въ системѣ Эндлихера, и въ системѣ Броньяра заслуживаютъ вниманія два факта: оба ученыхъ, подраздѣляя цвѣтковые растенія на однодольныя и двудольныя, къ двудольнымъ причисляютъ и голосѣменные, указывая этимъ уже въ то сравнительно отдаленное время на болѣнюю морфологическую близость между голосѣменными и двудольными, чѣмъ между голосѣменными и однодольными. Далѣе оба автора, повидимому, раздѣльнолепестныя растенія считаютъ совершеннѣе растеній сростнолепестныхъ.

Въ 1864 году Ал. Браунъ впервые выдѣляетъ среди

цвѣтковыхъ растеній голосѣмненныя, противопоставляя имъ покрытосѣмненныя; послѣднія онъ дѣлитъ на однодольныя и двудольныя, а классъ двудольныхъ на *Apetalae*, *Sympetalae* и *Eleutheropetalae*. Эта первая не только естественная, но и филогенетическая система, принадлежащая перу выдающагося въ свое время морфолога, ставитъ среди двудольныхъ *Apetalae* (т. е. безлепестныя) въ качествѣ формъ исходныхъ, примитивныхъ, а *Eleutheropetalae* (т. е. свободнолепестныя) въ качествѣ формъ наиболѣе совершенныхъ, т. е. проводить отчасти взгляды, высказанные въ свое время Эндлихеромъ и Броньяромъ.

Современные систематики держатся, однако, въ этомъ отношеніи противоположнаго взгляда. Я указывалъ вамъ уже на одной изъ прошлыхъ лекцій, что наиболѣе естественными современными системами, построенными на филогенетическихъ основаніяхъ, являются системы Энглера, Варминга и Веттштейна.

Энглеръ весь классъ двудольныхъ растеній подраздѣляетъ на два всего подкласса, на *Archichlamydeae*, куда относятся имъ однопокровныя и свободнолепестныя двудольныя, и на *Metachlamydeae* или *Sympetalae*, куда относятся имъ растенія сростнолепестныя. Эти послѣднія Энглеръ считаетъ высшимъ типомъ цвѣтковыхъ растеній, постепенно развившимся изъ *Archichlamydeae*, а самый подклассъ *Archichlamydeae* Энглеръ дѣлитъ на цѣлый рядъ порядковъ, изъ которыхъ простѣйшими порядками, наиболѣе примитивными, исходными, онъ считаетъ порядки: *Verticillatae* (*Casuarinaceae*), *Piperales*, *Salicales*, *Myricales*, *Juglandales*, *Fagales*, т. е. порядки, которые нѣкоторыми прежними систематиками объединялись подъ именемъ сережкоцвѣтныхъ растеній (*Amentaceae*) (см. рис. 100). Эти и нѣкоторые послѣдующіе порядки системы Энглера отличаются мелкими невзрачными цвѣтами, съ очень простой организаціей, приспособленными б. ч. къ опыленію при помощи вѣтра, а не при содѣйствіи насѣкомыхъ, и составляютъ въ старыхъ системахъ отдѣлъ однопокровныхъ двудольныхъ растеній (*Apetalae* — у Эндлихера и А. Брауна, *Monochlamydeae* — у А. де Кандолля). Самое подраздѣленіе на *Apetalae* и *Choripetalae* Энглеръ не признаетъ возможнымъ удержать, ибо между отдѣльными семействами однопокровныхъ и раздѣльнолепестныхъ двудольныхъ растеній

наблюдается иногда такая морфологическая близость, что распредѣленіе этихъ морфологически близко-родственныхъ семействъ по разнымъ подклассамъ двудольныхъ, по мнѣ-



Рис. 100. Грецкій орѣхъ — *Juglans regia*, представитель сережкоцвѣтныхъ растений (*Amentaceae*): 1 — цвѣтущая вѣтвь, а — мужская сережка, б — женская цвѣты; 2 — мужской цвѣтокъ съ простымъ чашечковиднымъ покровомъ (однопокровный цвѣтокъ), а — тычинка совнутри, б — тычинка сбоку; 3 — женскій цвѣтокъ; 4 — женскій цвѣтокъ въ продольномъ разрѣзѣ; 5 — плодъ въ продольномъ разрѣзѣ; 6 — сѣмя въ продольномъ разрѣзѣ (по Wossidlo).

а къ числу первыхъ, въ качествѣ формъ простѣйшихъ среди двудольныхъ, относить опять тѣ же сережкоцвѣтныя и другіе порядки, относившіеся старинными систематиками къ подклассу однопокровныхъ (*Saliciflorae*, *Querciflorae*, *Juglandiflorae*, *Urticiflorae* и т. д.).

нью Энглера и другихъ современныхъ систематиковъ, нарушаетъ естественную послѣдовательность семействъ. Система Энглера безусловно не только естественная, но и филогенетическая, хотя авторъ ея не безъ основанія высказывается противъ слишкомъ сильнаго и серьезно необоснованнаго увлеченія филогенетическими построениями.

Вармингъ, подобно Энглеру, дѣлитъ двудольныя растения также на два лишь подкласса: на *Choripetalae* — свободнолепестныя и *Sympetalae* — сростнолепестныя. Последнія ~~считаютъ~~ ^{считаютъ} высшимъ типомъ двудольныхъ,

Наконецъ, Веттштейнъ, особенно настойчиво проводящій въ системѣ филогенетическія тенденціи, подраздѣляетъ двудольныя растенія, подобно Вармингу, на *Choripetalae* и *Sympetalae* и, возвращаясь къ понятіямъ А. де Кандолля и др. старинныхъ авторовъ, *Choripetalae*, въ свою очередь, подраздѣляетъ на *Monochlamydeae* и *Dialypetalae*. Всѣ покрытосѣмныя растенія Веттштейнъ производитъ отъ голосѣмныхъ черезъ *Ephedra* и *Casuarina* при посредствѣ такихъ простѣйшихъ типовъ двудольныхъ, какъ *Eagales*, *Myricales*, *Juglandales*, *Urticales* и т. д., т. е. черезъ однопокровныя, а уже отъ рядовъ однопокровныхъ Веттштейнъ выводитъ далѣе и ряды или порядки раздѣльнолепестныхъ и сростнолепестныхъ двудольныхъ, а затѣмъ и однодольныхъ растеній, которыя онъ ставитъ въ концѣ своей системы, а не передъ двудольными, какъ до сихъ поръ дѣлали другіе авторы.

Однодольныя растенія, по мнѣнію Веттштейна, не составляютъ группу, параллельную двудольнымъ, какъ б. и. м. сознательно проводили это прежніе систематики, и какъ особенно настойчиво подчеркивали это въ свое время Негели, Кни, Друде, Вармингъ, Энглеръ, Навашинъ, Кюльтеръ и др. По мнѣнію Веттштейна (и это мнѣніе высказывалось еще до Веттштейна, и въ настоящее время раздѣляется многими систематиками, наприм.: Страсбургеромъ, Саржанъ, Дельпино, Флаго, Галлье, Арберомъ, Паркиномъ и др.), однодольныя представляютъ лишь филогенетическое отвлѣтвленіе двудольныхъ. Къ этому важному вопросу мы еще вернемся современемъ, теперь же, резюмируя обзоръ новѣйшихъ естественныхъ системъ цвѣтковыхъ растеній, мы видимъ, что большинство современныхъ систематиковъ въ качествѣ простѣйшихъ двудольныхъ разсматриваютъ такъ наз. однопокровныя двудольныя (см. рис. 100), ставятъ ихъ въ началѣ системы покрытосѣмныхъ и черезъ ихъ посредство ведутъ филогенезисъ покрытосѣмныхъ отъ голосѣмныхъ. Наиболѣе яркимъ и настойчивымъ выразителемъ этого мнѣнія является Веттштейнъ, который въ учебникѣ своемъ не только весьма послѣдовательно и доказательно изложилъ филогенію скрытосѣмныхъ, но и далъ весьма остроумную гипотезу происхожденія цвѣтка покрытосѣмныхъ отъ цвѣтка голосѣмныхъ.

Когда читаешь аргументы, приводимые Веттштейномъ, равно и другими авторами, въ пользу происхожденія двудольныхъ отъ голосѣменныхъ именно черезъ простѣйшія, нынѣ существующія формы двудольныхъ, каковыми, по простотѣ своего строенія, безусловно являются однопокровныя двудольныя, то въ большинствѣ случаевъ аргументы эти кажутся столь убѣдительными и доказательными, что невольно становишься на ихъ сторону и готовъ въ общемъ принять въ естественной системѣ двудольныхъ именно ту морфологическую послѣдовательность, которая установлена и довольно строго логически проведена въ естественныхъ системахъ Энглера, Варминга, Веттштейна.

Однако существуетъ среди систематиковъ и совершенно другая точка зрѣнія. Эту точку зрѣнія защищаетъ главнымъ образомъ Галлье и его послѣдователи, а наиболѣе обоснована она въ замѣчательной работѣ Арбера и Паркина, озаглавленной ими: „Der Ursprung der Angiospermen“. Эти авторы считаютъ, что нынѣ существующія простѣйшія двудольныя, сережкоцвѣтныя и вообще однопокровныя — не простѣйшія по существу формы, а простѣйшія вслѣдствіе регрессивнаго развитія, вслѣдствіе упрощенія организациі подъ вліяніемъ различныхъ послѣдующихъ біологическихъ приспособленій.

По мнѣнію Hallier, Bessey, Arber'a, Parkin'a и др. систематиковъ, исходными формами двудольныхъ растений являются не однопокровныя, а тѣ семейства, которыя объединяются нынѣ систематиками подъ именемъ *Polycarpicae* или *Ranales*. По мнѣнію этихъ ученыхъ, эти семейства (см. рис. 101), съ ихъ крупными вѣнчиковидными или двупокровными цвѣтами, съ б. и. м. ациклическимъ или спиральнымъ расположеніемъ органовъ цвѣтка, съ неопредѣленными многочисленными членами цвѣточнаго покрова, андроцея и гинецея, являются настоящими первобытными цвѣтковыми растениями. Этотъ взглядъ свой на происхожденіе цвѣтковыхъ растений Арберъ и Паркинъ подтверждаютъ не только сравнительно-морфологическими соображеніями, но и данными палеонтологіи, ибо въ лицѣ мезозойскихъ, нынѣ окончательно вымершихъ беннеттитовыхъ (см. рис. 97, на стр. 90) голосѣменныхъ растений, родственныхъ еще нынѣ живущимъ саговымъ, видятъ Арберъ и Паркинъ древнѣйшихъ пред-

ковъ теперешнихъ многочисленныхъ и разнообразныхъ цветковыхъ растений. Отъ беннеттитовыхъ производятъ Арберъ и Паркинъ современные *Polycarpicae*; отъ этихъ послѣднихъ, путемъ прогрессивнаго развития, большинство свободноплепестныхъ и затѣмъ сростноплепестныхъ двудольныхъ; отъ



Рис. 101. Цветокъ *Victoria regia* въ четверть естественной величины, изъ сем. нимфейныхъ, какъ представитель группы *Polycarpicae* или *Ranales*, принимаемой Галле, Арберомъ, Паркиномъ и др. за примитивный типъ покрытосѣменныхъ растений; цветы ихъ отличаются неопредѣленнымъ количествомъ покроволистиковъ, тычинокъ и плодолистиковъ и спиральнымъ (ациклическимъ) расположениемъ ихъ (по Caspary).

нихъ же, отъ *Polycarpicae*, повидимому, произошли однодольныя растения, какъ стараются доказать вышеупомянутые авторы, и, наконецъ, отъ тѣхъ же *Polycarpicae*, но путемъ регрессивнаго развития, путемъ упрощения, а не усложнения цветка, могли произойти и нынѣ живущія самыя простыя двудольныя — однопокровныя (см. рис. 100, на стр. 98). И, читая прекрасную работу Arber'a и Parkin'a, безо-

щадно разбирающихъ всѣ доводы современныхъ систематиковъ въ пользу происхожденія двудольныхъ отъ голосѣменныхъ черезъ однопокровныя растения, невольно проникаешься правильностью ихъ умозаключеній, подкрѣпляемыхъ при томъ же такимъ неоспоримымъ документомъ, какъ недавно открытый первобытный ископаемый цвѣтокъ *Bennettites*



Рис. 102. Продольный разрѣзъ ископаемаго цвѣтка *Bennettites dacotensis* Ward., въ половину естественной величины. Цвѣтокъ этотъ принадлежитъ вымершему типу голосѣменныхъ — беннеттитовымъ и состоитъ изъ неопредѣленнаго количества покроволистиковъ, расположенныхъ б. ч. ациклически, т. е. спирально (по Wieland'y).

tites dacotensis Ward. (см. рис. 102), тысячелѣтія пролежавшій въ мезозойскихъ отложеніяхъ Сѣверной Америки и нынѣ отпрепарированный изъ безмолвнаго камня, чтобы краснорѣчиво указать намъ, что именно здѣсь, среди ископаемыхъ *Bennettitales* и среди нынѣ живущихъ представителей *Polycarpicae* — различныхъ магнолевыхъ, лютиковыхъ, нимфейныхъ (см. рис. 101) — должны мы искать разгадку къ таинственному вопросу о происхожденіи цвѣтковыхъ растений, составляющихъ красу и главную составную часть современнаго растительнаго царства.

Но гдѣ же тогда истина, спросите вы меня. Современныя, наиболѣе естественныя общепринятныя системы растительнаго царства первоклассныхъ европейскихъ авторитетовъ — Энглера, Варминга, Ветштейна, учатъ насъ, что цвѣтковые расте-

нія произошли изъ голосѣменныхъ черезъ нынѣ наиболѣе просто устроенныя однопокровныя двудольныя растения, а теорія происхожденія цвѣтка, созданная Арберомъ и Паркиномъ, говоритъ, что однопокровныя двудольныя растения — формы не примитивныя, не начальныя, а новѣйшія, упрощенныя; искать же происхожденіе цвѣтковыхъ растений надо среди *Polycarpicae* и выводить ихъ надо не отъ современныхъ сложныхъ типовъ голосѣменныхъ, а отъ давно уже

вымершихъ простѣйшихъ голосѣменныхъ — мезозойскихъ беннеттитовыхъ.

Лотси въ своихъ прекрасныхъ лекціяхъ о происхожденіи растительнаго царства, разобравъ теоріи филогенеза цвѣтка Веттштейна и Арбера и Паркина, откровенно отвѣчаетъ на этотъ вопросъ — „я не знаю“. Въ послѣдующихъ лекціяхъ мы подробнѣе разберемся въ этихъ двухъ теоріяхъ и тогда посмотримъ, скажемъ ли и мы съ вами, такъ же какъ Лотси, — „мы не знаемъ“, или мы будемъ въ состояніи стать на ту или иную точку зрѣнія, и тогда изъ нея уже, какъ изъ отправной точки, вести наши дальнѣйшія разсужденія относительно филогенеза цвѣтковыхъ растений и объ основахъ естественной системы покрытосѣменныхъ.

Лекція шестая.

Основные принципы филогеніи покрытосѣменныхъ растений и связь ихъ съ растениями голосѣменными.

Въ своемъ краткомъ руководствѣ для изученія систематики растений, озаглавленномъ: „Syllabus der Vorlesungen für specielle und medizinisch-pharmazeutische Botanik“, вышедшемъ впервые въ 1892 г. и выдержавниѣмъ съ тѣхъ поръ много изданій, Энглеръ даетъ руководящія точки зрѣнія для систематическаго распредѣленія растений, въ особенности покрытосѣменныхъ, формулировавъ ихъ въ 35 параграфахъ или положеніяхъ. Эти положенія раздѣляются многими современными систематиками, но, конечно, при установленіи филогенетическаго родства цвѣтковыхъ растений они не могутъ быть примѣняемы чисто-механически, такъ какъ, вслѣдствіе приспособленія растений къ тѣмъ или инымъ внѣшнимъ условіямъ существованія, одни и тѣ же морфологическія явленія въ одномъ случаѣ могутъ указывать на первоначальную, болѣе древнюю организацію даннаго растительнаго типа, въ другомъ же случаѣ, наоборотъ, указывать на то, что данный циклъ формъ производный, новѣйшаго происхожденія. Не имѣя намѣренія излагать передъ вами всѣ руководящія точки зрѣнія, принятія Энглеромъ въ основу построенія естественной системы покрытосѣменныхъ растений, я изложу здѣсь только нѣкоторыя изъ нихъ, самыя существенныя.

Естественная система покрытосѣменныхъ растений базируется нынѣ главнымъ образомъ на строеніи цвѣтка и на его

діаграммъ; конечно, и другіе морфологическіе признаки, отчасти и анатомическіе, играютъ иногда немаловажную роль при филогенетическихъ построенияхъ цвѣтковыхъ растений, но все же основу этихъ филогенетическихъ построений даетъ намъ по преимуществу строение цвѣтка.

Къ сожалѣнію, среди палеонтологическихъ находокъ, касающихся покрытосѣменныхъ, какъ разъ цвѣты, а также плоды и сѣмена, попадаются весьма рѣдко, да притомъ б. ч. въ довольно плохой сохранности, главная же масса палеонтологическаго матеріала, касающагося покрытосѣменныхъ, представлена отпечатками листьевъ, отчасти другихъ вегетатив-



Рис. 103. Продольный разрѣзъ цвѣтка лютика — *Ranunculus sceleratus* (по Baillon), какъ примѣръ цвѣтка съ сильно выпуклымъ цвѣтоложемъ и съ неопредѣленнымъ количествомъ спирально расположенныхъ органовъ цвѣтка.



Рис. 104. Цвѣтокъ *Beta vulgaris* — свекловицы, въ цѣломъ видѣ (1) и въ продольномъ разрѣзѣ (2) (по Baillon), какъ примѣръ цвѣтка околопестичнаго, съ вогнутымъ цвѣтоложемъ и съ опредѣленнымъ количествомъ циклически расположенныхъ органовъ цвѣтка (цвѣтокъ пятерного типа).

ныхъ органовъ, опредѣленіе которыхъ зачастую бываетъ весьма проблематично; вслѣдствіе всего этого палеонтологія цвѣтковыхъ растений весьма мало помогаетъ намъ при выясненіи филогеніи той или иной группы покрытосѣменныхъ растений.

Обращаясь къ сравнительной морфологіи цвѣтка покрытосѣменныхъ растений и имѣя въ виду то основное положеніе, что цвѣтокъ есть метаморфозированный листостебельный побѣгъ, мы можемъ сдѣлать прежде всего предположеніе, что цвѣты подпестичные, имѣющие б. или м. выпуклое или даже вытянутое цвѣтоложе, должны характеризовать растительные типы болѣе примитивные, старые (см. рис. 103); цвѣты же съ цвѣтоложемъ плоскимъ или вогнутымъ, строения околопестичнаго (см. рис. 104) или надпестичнаго должны въ общемъ характеризовать типы болѣе новые, производные. Случаи подпестичности, околопестичности и надпестичности цвѣтовъ

встрѣчаются однако иногда въ семействахъ, по совокупности своихъ признаковъ весьма близкихъ другъ къ другу, или даже въ отдѣльныхъ представителяхъ одного и того же естественнаго семейства, и при этомъ надпестичные цвѣты попадаютъ не только среди типовъ, которые мы по совокупности ихъ признаковъ склонны считать высшими типами растительнаго царства, но и среди типовъ болѣе примитивныхъ или болѣе древнихъ. Если надпестичность цвѣтка сопровождается полнымъ срастаніемъ плодолистиковъ между собою и съ вогнутымъ цвѣтоложомъ въ одну ясно выраженную нижнюю завязь, то это въ большинствѣ случаевъ является хорошимъ указаніемъ на высокое положеніе въ системѣ даннаго типа.

Различные органы цвѣтовъ на цвѣтоложѣ располагаются либо циклически (см. рис. 104), либо спирально (см. рис. 103 и рис. 101, на стр. 101). По существу этого расположенія цвѣтовыхъ органовъ нѣтъ основанія считать то или иное расположеніе ихъ за болѣе древнее или болѣе молодое, какъ нѣтъ основанія считать то или иное листорасположеніе (спиральное, супротивное или мутовчатое) за признакъ болѣе древней или, наоборотъ, болѣе молодой организаци; но такъ какъ въ большинствѣ случаевъ цвѣты, построенные циклически, имѣютъ болѣе опредѣленное и законченное строеніе и проявляютъ болшую склонность къ дальнѣйшимъ усложненіямъ въ ихъ организаци, выражающимся въ переходѣ отъ актиноморфіи къ зигоморфіи, въ атрофіи нѣкоторыхъ органовъ, въ переходѣ къ надпестичности и т. д., то въ общемъ мы должны принять, что цвѣты ациклическіе или гемициклическіе свойственны типамъ болѣе древнимъ, исходнымъ, тогда какъ циклическіе цвѣты характеризуютъ растенія болѣе высокой позднѣйшей организаци.

Въ цвѣтахъ циклическихъ часто наблюдается замѣчательное постоянство въ числѣ органовъ, образующихъ данные циклы. Въ цвѣтахъ ациклическихъ со спиральнымъ расположеніемъ органовъ б. ч. такого числового постоянства не наблюдается, равно какъ встрѣчаются и циклическіе цвѣты, но съ неопредѣленнымъ, непостояннымъ числомъ частей каждаго цикла (околоцвѣтника, андроея, гинецея). Постоянные въ числовомъ отношеніи типы цвѣтовъ могутъ быть двучленные, трехчленные, четырехчленные, пятичленные и т. д.

Большинству такъ называемыхъ однодольныхъ свойственны цвѣты трехчленные пятициклическіе. Очень многимъ двудольнымъ свойственны цвѣты пятичленные пятициклическіе или пятичленные четырехциклическіе. Впрочемъ, какъ увидимъ впослѣдствіи, и среди двудольныхъ не рѣдки случаи трехчленныхъ цвѣтовъ. Дву- или четырехчленные цвѣты попадаются въ системѣ рѣже. Нѣтъ никакого логическаго основанія считать цвѣты съ однимъ числомъ членовъ или цикловъ примитивнѣе другихъ цвѣтовъ съ другимъ числомъ членовъ или цикловъ, а потому нельзя, наприм., считать, что растения съ трехчленными пятициклическими цвѣтами, столь часто встрѣчающіяся среди однодольныхъ, примитивнѣе, древнѣе растеній двудольныхъ съ пятичленными пятициклическими цвѣтами, и ставить на этомъ основаніи однодольныя въ системѣ ниже двудольныхъ. Но есть полное основаніе растения, характеризуемая цвѣтами съ неопредѣленнымъ или неустановившимся количествомъ членовъ въ циклахъ или цикловъ разсматривать, какъ болѣе древніе исходные типы. А такъ какъ и среди однодольныхъ, и среди двудольныхъ, кромѣ растеній съ неопредѣленнымъ числовымъ отношеніемъ въ строеніи цвѣтка, преобладаютъ цвѣты пятициклическіе, въ цвѣтахъ же четырехциклическихъ мы иногда можемъ эмбриологическимъ путемъ доказать, что ихъ четырехцикличность произошла впослѣдствіи изъ первоначальной пятицикличности, путемъ атрофи одного изъ круговъ андроцея, то въ общемъ можно

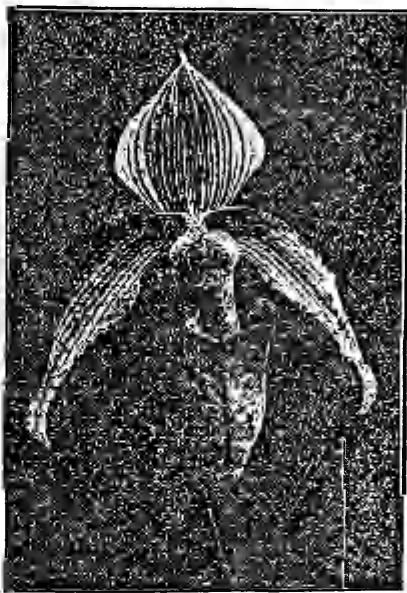


Рис 105 Зигоморфный, приспособленный къ перекрестному опыленію при помощи насѣкомыхъ цвѣтокъ высокоорганизованнаго однодольнаго, а именно, орхиднаго — *Cypripedium barbatum* Lindl. (по фотографіи П. П. Попова съ живого экз изъ оранжереи Юрьевск. Бот. Сада).

признать такую морфологическо - генетическую послѣдовательность въ строеніи цвѣтовъ: наиболѣе примитивны цвѣты

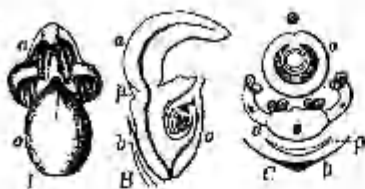


Рис. 106. Зигоморфный цвѣтокъ одного изъ низкостоящихъ въ системѣ двудольныхъ, а именно, *Chloranthus inconspicuus* Sw. изъ сем. *Chloranthaceae*: А — цвѣтокъ; В — цвѣтокъ въ продольномъ разрѣзѣ, вдоль медіанной плоскости; С — діаграмма цвѣтка (по Эйхлеру); а — тычинки, р — рудиментарный цвѣточный покровъ, о — пестикъ, б — кроющій листь.

ациклическіе или циклическіе съ неопредѣленнымъ количествомъ органовъ въ циклахъ или неопредѣленнымъ количествомъ цикловъ. Слѣдующую ступень развитія составляютъ цвѣты пятициклическіе, безразлично — будутъ ли то цвѣты трехчленные или пятичленные; выснюю ступень развитія цвѣтка представляютъ цвѣты четырехциклическіе съ двумя кругами околоцвѣтника и однимъ кругомъ андроея. Для нѣкоторыхъ изъ нихъ (но далеко не для всѣхъ)

можно доказать происхожденіе ихъ четырехцикличности путемъ атрофіи одного круга андроея.

О томъ, что зигоморфные цвѣты (см. рис. 105) произошли изъ актиноморфныхъ, и что первый типъ есть признакъ болѣе высокой организации растения, едва ли стоитъ распространяться. Это положеніе можетъ считаться безспорнымъ; надо не забывать, однако, что зигоморфія появлялась во многихъ рядахъ и родственныхъ порядкахъ независимо другъ отъ друга, и что могутъ быть растения высокой организации, но съ цвѣтами актиноморфными, а зигоморфія можетъ появиться въ отдѣльныхъ порядкахъ и довольно рано, среди типовъ, въ общемъ стоящихъ еще низко въ системѣ (см. рис. 106).

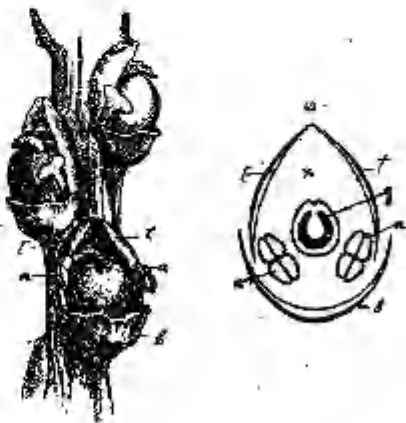


Рис. 107. Ахламидный цвѣтокъ *Piper nigrum* ($\frac{4}{1}$) и его діаграмма: г — пестикъ, а, а — двѣ тычинки, б — кроющій листь и т, т — двѣ складки початка, имѣющія видъ прицвѣтниковъ (по Baillon и Вармингу).

Относительно цвѣточныхъ покрововъ мы должны замѣ-

тѣть, что существуютъ растенія съ цвѣтами голыми, лишенными чашечки и вѣнчика, состоящими изъ однихъ споролистиковъ, прикрытыхъ лишь верхушечными прицвѣтными листьями, берущими тогда на себя физиологическую роль цвѣточныхъ покрововъ (см. рис. 107). Такіе цвѣты Энглеръ называетъ ахламидными (achlamideisch), беспокровными и считаетъ, что эти цвѣты принадлежатъ растеніямъ, стоящимъ на очень низкой ступени организаци, если нѣтъ вѣскихъ данныхъ въ пользу доказательства, что растенія эти утеряли путемъ атрофii свой первоначальный цвѣточный покровъ. Вторую ступень развитія, по Энглеру, занимаютъ растенія съ цвѣтами, имѣющими однородный покровъ (чашечковидный или вѣнчиковидный, расположенный однимъ цикломъ или двумя); такіе цвѣты Энглеръ называетъ гомохламидными (homöochlamydeisch), однопо-

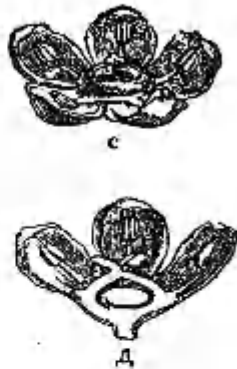


Рис. 108. Гомохламидный гаплохламидный цвѣтокъ свеклы (*Beta vulgaris*) изъ сем. *Chenopodiaceae*: С — въ цѣломъ видѣ, Д — въ разрѣзѣ.



Рис. 109. Гомохламидный, диплохламидный цвѣтокъ *Nymphaea aquatica* изъ сем. *Nymphaeaceae*.

кровными и различаетъ среди нихъ цвѣты гаплохламидные (haplochlamydeisch), если покровъ состоитъ изъ одного цикла покроволистиковъ (см. рис. 108), и диплохламидные (diplochlamydeisch), если онъ состоитъ изъ двухъ цикловъ покроволистиковъ (см. рис. 109). Высшую ступень развитія, по Энглеру, представляютъ растенія съ цвѣтами двупокровными, у которыхъ внѣшній покровъ выражается чашечкой, внутренній — вѣнчикомъ. Такіе цвѣты Энглеръ называетъ гетерохламидными (heterochlamydeisch) (см. рис. 110). Гетерохламидные цвѣты могутъ произойти изъ диплогохламидныхъ путемъ дифференцировки обоихъ круговъ околоцвѣтника; наружный кругъ околоцвѣтника сохраняетъ характеръ верхушечныхъ прицвѣтныхъ листьевъ и является чашечковиднымъ, а внутренній кругъ околоцвѣтника дѣлается вѣнчиковиднымъ, причемъ листья внутренняго

круга первоначально гомохламидного околоцвѣтника приобрѣтаютъ иную окраску, консистенцію и форму. Но гетерохламидные цвѣты могутъ и инымъ путемъ произойти изъ гомохламидныхъ, а именно, изъ гаплохламидныхъ, причемъ чашечка такихъ гетерохламидныхъ цвѣтовъ первоначальнаго происхожденія, а вѣнчикъ произошелъ изъ наружнаго круга тычинокъ гаплохламиднаго цвѣтка путемъ метаморфоза микроспоролистиковъ въ лепестки вѣнчика вмѣстѣ съ потерю споролистиками ихъ спорообразующей функции. По мнѣнію Энглера, этотъ послѣдній типъ гетерохламиды стоитъ

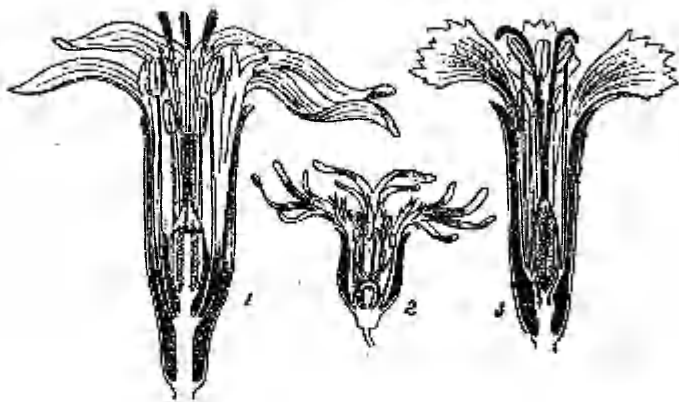


Рис. 110. Гетерохламидные цвѣты нѣкоторыхъ гвоздичныхъ (*Caryophyllaceae*): 1 — *Silene nutans*, 2 — *Lychnis Flos-Cuculi*, 3 — *Dianthus Carthusianorum* (по Векк.).

на высшей ступени развитія, чѣмъ гетерохламидія, обусловленная раздѣленіемъ первоначально однороднаго двукруговаго покрова на чашечку и вѣнчикъ. Дальнѣйшее усложненіе въ строеніи цвѣточнаго покрова заключается въ срастаніи между собою первоначально свободныхъ листьевъ околоцвѣтника. Срастаніе это сравнительно рѣдко наблюдается у чашечковидныхъ гомохламидныхъ цвѣтовъ, чаще наблюдается у гомохламидныхъ вѣнчиковидныхъ цвѣтовъ и весьма сильно распространено у цвѣтовъ гетерохламидныхъ или двупокровныхъ, среди которыхъ мы различаемъ цѣлыя группы или порядки семействъ раздѣльнолепестныхъ или сростнолепестныхъ.

Изъ предыдущаго мы видимъ, что Энглеръ различаетъ слѣдующія послѣдовательныя ступени развитія цвѣтка: ахламидные цвѣты, гомохламидные цвѣты и, какъ высшій

типъ цвѣтка, — гетерохламидные или двупокровные цвѣты. Ахламидные цвѣты — это цвѣты, лишенные покрововъ, безпокровные. Но безпокровность цвѣтовъ можетъ быть, по Энглеру, первичная и вторичная, т. е. когда цвѣты въ теченіе своего филогенетическаго развитія утратили свой первоначально у нихъ имѣвшійся покровъ. Этотъ случай Энглеръ называетъ апохлამіей (апохламидные цвѣты, *arochlamydeisch*), случай же однопокровнаго чашечковиднаго цвѣтка, являющійся результатомъ атрофіи первоначально существовавшаго вѣнчика, Энглеръ называетъ апеталіей (апопеталіей) (*apetal*, *apopetal*). Такимъ образомъ безпокровные и однопокровные цвѣты могутъ быть таковыми въ силу двухъ причинъ: или въ силу первоначальной простоты своего строенія, тогда мы имѣемъ дѣло съ явленіями ахламидности и гомохламидности; или въ силу атрофіи первоначально существовавшихъ частей покрова, тогда передъ нами явленія апохлामी или апеталии, которыя не надо смѣшивать съ первыми двумя явленіями. Въ первомъ случаѣ мы имѣемъ дѣло съ растеніями первоначальной простой организаціи и ихъ мы должны ставить въ началѣ системы; во второмъ же случаѣ мы имѣемъ дѣло съ явленіями новѣйшими, съ развитіемъ регрессивнаго направленія, и растенія съ цвѣтами апохламидными или апетальными мы не можемъ ставить въ системѣ вначалѣ. Но какъ же рѣшить въ каждомъ данномъ случаѣ, есть ли безпокровность или однопокровность изучаемаго цвѣтка явленіе первичное или вторичное, происшедшее вслѣдствіе атрофіи соотвѣтствующихъ листьевъ цвѣточнаго покрова? Въ готовомъ, окончательномъ видѣ однопокровные цвѣты — и гомохламидные, и апопетальные, очень похожи другъ на друга. Въ большинствѣ случаевъ рѣшеніе вопросовъ этихъ является весьма затруднительнымъ, и морфологи держатся діаметрально противоположныхъ взглядовъ относительно однихъ и тѣхъ же растеній. Но когда есть формы связующія, переходныя къ другимъ родственнымъ формамъ, то сравнительная морфологія даетъ намъ вѣрный ключъ къ выясненію этихъ запутанныхъ вопросовъ филогенетической систематики. Энглеръ прибавляетъ при этомъ, что многіе систематики въ прежнее время черезчуръ часто прибѣгали къ объясненію строенія безпокровныхъ или однопокровныхъ цвѣтовъ путемъ атрофіи ле-

пестковъ или всего цвѣточного покрова. Ему, Энглеру, кажется невѣроятнымъ, чтобы многія, по природѣ своей вѣтроопыляемыя растенія, имѣющія цвѣты безпокрывные или однопокрывные, произошли изъ растеній насѣкомоопыляемыхъ

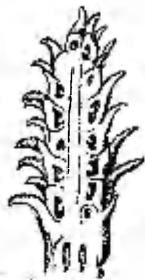


Рис. 111. Продольный разрѣзъ черезъ апокарпный гинецей *Magnolia Precia* (по Ветштейну).

путемъ атрофіи первоначально имѣвшагося цвѣточного покрова или вѣнчика. Мы увидимъ однако послѣдствіи, что то, что Энглеру кажется невѣроятнымъ, нѣкоторыми систематиками, наоборотъ, принимается, какъ вполне возможное и даже доказанное.

За исключеніемъ немногихъ случаевъ, растенія съ цвѣтами двуполыми, по мнѣнію Энглера, филогенетически старше растеній съ цвѣтами раздѣльнополыми изъ той же родственной группы.

Въ кругѣ андроцея циклическое расположеніе тычинокъ надо въ общемъ признать признакомъ болѣе высокой организаціи, чѣмъ спиральное ихъ расположеніе, точно такъ же зигоморфія въ кругѣ андроцея, атрофія нѣкоторыхъ тычинокъ даннаго круга, срастаніе тычинокъ между собою или съ другими органами цвѣтка, наконецъ, ихъ расщепленіе — все это, въ общемъ, признаки болѣе высокой организаціи цвѣтка, а слѣдовательно, и производящаго такой цвѣтокъ растенія. Число тычинокъ въ андроцеѣ не является признакомъ филогенетическимъ, но цвѣты съ одной лишь тычинкой въ большинствѣ случаевъ представляютъ образованія новѣйшія, результатъ сильной атрофіи въ кругахъ андроцея.



Рис. 112. Продольный разрѣзъ черезъ цвѣтокъ *Schizandra saccinea* (изъ сем. *Magnoliaceae*), съ апокарпнымъ гинецеемъ (по Baillon).

То же, что сказано о тычинкахъ или микроспоролистикахъ, относится, въ общемъ, и къ макроспоролистикамъ или плодолистикамъ. Энглеръ различаетъ, какъ первую ступень развитія гинецея, апокарпію, т. е. гинецей изъ свободныхъ плодолистиковъ (см. рис. 111 и 112), и противопоставляетъ ей синкарпію, т. е. б. и. м. полное срастаніе плодолистиковъ между собою въ одну завязь или въ одинъ

пестикъ (см. рис. 113), какъ признакъ болѣе высокой организаціи цвѣтка. Къ апокарпіи филогенетически наиболѣе близка та синкарпія, при которой завязь состоитъ изъ столькихъ гнѣздъ, сколько плодолистиковъ принимаетъ участіе въ образованіи такой завязи. Атрофія нѣкоторыхъ плодолистиковъ при синкарпіи представляетъ высшую ступень развитія послѣдней, и наиболѣе высокой организаціи достигаетъ такая синкарпія, которая въ результатѣ ведетъ къ образованію одногнѣздной завязи съ одной лишь сѣмяпочкой (см. рис. 114).



Такъ какъ голосѣмные имѣютъ сѣмяпочки съ однимъ лишь покровомъ, то этотъ типъ сѣмяпочекъ Энглеръ склоненъ разсматривать, какъ филогенетически болѣе древній; двупокровныя сѣмяпочки являются

Рис. 113. Синкарпическій гинецей *Caryophyllaceae* въ продольномъ разрѣзѣ: 1 — *Silene nutans*, 2 — *Dianthus Carthusianorum* (по Beck).



Рис. 114. Продольный разрѣзъ цвѣтка *Salsola Soda* (изъ *Chenopodiaceae*) съ синкарпическимъ гинецеемъ, низведеннымъ до одногнѣздной завязи съ одной лишь сѣмяпочкой.

поэтому признакомъ болѣе высокой организаціи. Среди покрытосѣменныхъ растений мы видимъ однако, что болѣе большая часть однодольныхъ и архихламидныхъ двудольныхъ характеризуется сѣмяпочками двупокровными, тогда какъ стоящія выше всѣхъ въ системѣ сростнолепестныя снова имѣютъ сѣмяпочки однопокровныя, какъ голосѣмные. Тутъ, вѣроятно, произошло вторичное явленіе — атрофія наружнаго покрова сѣмяпочки. Мы видѣли уже выше, что во многихъ случаяхъ дальнѣйшее развитіе типа и его болѣе высокое положеніе въ системѣ объясняется не только явленіями прогрессивнаго развитія, но и регрессивнаго, атрофіей. И это постоянно наблюдаемое среди высшихъ типовъ цвѣтковыхъ растений явленіе атрофіи тѣхъ или иныхъ органовъ иногда сильно затрудняетъ правильность филогенетическихъ построений, опирающихся исключительно на методъ сравнительной морфологіи.

Съ филогенетической точки зрѣнія сѣмена съ эндоспермомъ или периспермомъ въ общемъ должны

быть разсматриваемы, какъ типы болѣе древніе, чѣмъ сѣмена безбѣлковыя.

Таковы въ общемъ тѣ руководящіе принципы, которыхъ придерживается Энглеръ, а вмѣстѣ съ нимъ и многіе другіе систематики, при построении естественной системы покрытосѣменныхъ цвѣтковыхъ растений, и которые съ большей или меньшей осторожностью примѣняются разными авторами для выясненія филогенетическаго родства отдѣльныхъ группъ покрытосѣменныхъ между собою.

Я приведу здѣсь еще нѣсколько положеній Энглера, имѣющихъ принципиальное значеніе, но далеко не раздѣляемыхъ всѣми систематиками. По мнѣнію Энглера, типичныя однодольныя и типичныя двудольныя, по строенію ихъ зародыша и проростка, представляютъ двѣ самостоятельныя равноцѣнныя группы, которыя нельзя одну выводить изъ другой. Мы видѣли уже на прошлой лекціи, что такого взгляда относительно однодольныхъ и двудольныхъ придерживается не одинъ Энглеръ. Параллельное положеніе въ системѣ этихъ двухъ крупныхъ подраздѣленій покрытосѣменныхъ растений допускаютъ, кромѣ Энглера, также Naegeli, Kny, Drude, Warming, Наванинъ, Bessey, Coulter, Chamberlain. Но мы видѣли также, что есть и противоположное мнѣніе, защищаемое Strasburger'омъ, Sargent, Delapino, Flahault, Hallier, Jeffrey, Arber'омъ, Parkin'омъ, по которому однодольныя представляютъ филогенетическое отвлѣтвленіе двудольныхъ. О возможности происхожденія двудольныхъ отъ однодольныхъ въ новѣйшее время высказывается лишь Челяковскій, отчасти Luop.

Относительно происхожденія сростнолепестныхъ двудольныхъ было высказано предположеніе, что эта высшая группа цвѣтковыхъ растений не монофилетическаго происхожденія, и что филогенетически она примыкаетъ къ различнымъ рядамъ или порядкамъ *Archichlamydeae*. Однако Энглеръ считаетъ, что порядки подкласса *Sympetalae* всѣ весьма естественны, а самъ подклассъ имѣетъ довольно однообразное морфологическое строеніе, почему, не отрицая возможности полифилетическаго происхожденія *Sympetalae*, Энглеръ скорѣе склоненъ однако допустить ихъ монофилетическое происхожденіе.

Таковы въ общемъ руководящіе принципы при построе-

ніи филогенетической системы покрытосѣменныхъ на основаніи главнымъ образомъ метода сравнительной морфологіи. Хотя съ принципами этими согласны многіе систематики и морфологи, но есть и такіе, которые отрицаютъ нѣкоторые или большинство изъ приведенныхъ здѣсь принциповъ; есть и такіе морфологи и систематики, которые указываютъ на то, что большинство изъ этихъ принциповъ можно примѣнить для филогенетическихъ построеній покрытосѣменныхъ, но можно и держаться точекъ зрѣнія діаметрально противоположныхъ; однимъ словомъ, что принципы эти не обязательны.

Во всякомъ случаѣ, какъ я сказалъ уже раньше, принципы эти не могутъ быть примѣняемы чисто механически; основными идеями, здѣсь высказанными и проводимыми Энглеромъ въ его системѣ, но раздѣляемыми и другими современными систематиками, надо руководиться съ величайшей осторожностью и помнить при этомъ, что тотъ или иной морфологическій признакъ одинъ самъ по себѣ не можетъ служить критеріемъ, имѣемъ ли мы дѣло съ формой или цикломъ формъ исходныхъ, первоначальныхъ, или, наоборотъ, новѣйшихъ, производныхъ.

Запутанность вопроса усугубляется закономъ корреспондирующихъ стадій развитія, на который особенно обращаютъ вниманіе Арберъ и Паркинъ¹⁾. „Если мы, говорятъ эти ученые, будемъ изучать стадіи развитія, которыхъ достигаютъ различные органы сѣменного растенія въ извѣстную геологическую эпоху, то мы увидимъ, что онѣ не однородны; одни изъ органовъ значительно дальше ушли по пути эволюціи, чѣмъ другіе; корреспондирующія стадіи развитія различныхъ органовъ сѣменного растенія никоимъ образомъ не совпадаютъ во времени. Наоборотъ, мы найдемъ, что въ любую геологическую эпоху одинъ изъ органовъ или группа ихъ достигаетъ гораздо болѣе высокой степени развитія, чѣмъ другіе соотвѣтствующіе органы.

„Изученіе фитопалеонтологіи даетъ многочисленныя доказательства справедливости этого основного закона. Строеніе листьевъ и общій видъ стеблей птеридоспермовыхъ въ общемъ напоминаетъ папоротники, тогда какъ женскій органъ этихъ растений уже представляетъ типичное сѣмя. Мужскіе

1) E. A. N. Arber und J. Parkin. Der Ursprung der Angiospermen. — Oesterr. Bot. Zeitschr. 1908, № 3, стр. 96.

органы *Lyginodendron* (*Crossothea*) безусловно стоятъ на значительно низшей ступени развитія, чѣмъ женскіе (*Lagenostoma*). Первые соотвѣтствуютъ въ основныхъ чертахъ своимъ органамъ размноженія папоротниковъ, вторые же представляютъ высокоразвитое сѣмя (см. рис. 115 и 116).



Рис. 115. Сѣмя птеридоспермовыхъ — *Lyginodendron Oldhamium* (по Oliver'y и Scott'y). Рестаурація сѣмени, заключеннаго въ железистую плюску или купулу.

„Также и у беннеттитовыхъ, этихъ мезозойскихъ потомковъ птеридоспермовъ, микроспорофиллы въ основныхъ чертахъ своего строенія представляютъ еще не что иное, какъ вайи папоротниковъ, тогда какъ макроспорофиллы достигли уже весьма высокой стadiи развитія. Общій видъ ствола этихъ растений едва однако отличается отъ ствола палеозойскихъ древовидныхъ папоротниковъ.

„Другой примѣръ представляютъ намъ нынѣ живущія растенія. У цикадовой *Stangeria* наряду съ папоротникообразными листьями-вайями мы видимъ высокоразвитую въ морфологическомъ отношеніи плодущую шишку. Напротивъ, у *Cycas*'а женскій спорофиллъ имѣетъ болѣе примитивное строеніе, чѣмъ мужской, и у этого растенія легко прослѣдить происхожденіе женскаго спорофилла отъ папоротникообразныхъ предковъ *Cycas*'а.

„Можно было бы привести много и другихъ еще примѣровъ; но достаточно и указанныхъ. Изъ этого закона вытекаетъ, что въ сущности никогда фактически не существовало на земномъ шарѣ такое первобытное покрытосѣменное растеніе, у котораго всѣ его органы въ одинаковой степени были бы примитивны; напротивъ, старѣйшія покрытосѣменные несомнѣнно отличались тѣмъ, что нѣкоторые изъ ихъ органовъ были значительно сильнѣе развиты,



Рис. 116. Сѣмя птеридоспермовыхъ — *Lyginodendron Oldhamium* (по Oliver'y и Scott'y). Схематическій продольный разрѣзъ сѣмени, заключеннаго въ купулу, вдоль медіанной плоскости: *B* — балдахинъ, *C* — купула или плюска, *Ck* — центральный столбчикъ пыльцевой камеры, *G* — сосудисто-волокнистые пучки, *Pk* — пыльцевая камера, *M* — ея устье. Твердая сѣменная кожура нарисована черной; мягкая внутренняя ткань обозначена косой шрафировкой; халазовая подушечка обозначена шрафировкой крестъ на крестъ; купула и ножка сѣмени обозначены пунктиромъ, а сосудистые пучки оставлены бѣлыми.

чѣмъ другіе. Безъ сомнѣнія, современныя покрытосѣменныя произошли отъ другихъ менѣ развитыхъ сѣменныхъ растений, но самое сѣмя, какъ органъ и притомъ весьма высоко развитой, произонло въ гораздо болѣе ранніе геологическіе періоды, задолго до появленія на свѣтъ покрытосѣменныхъ растений“.

При выясненіи филогеніи покрытосѣменныхъ растений и при примѣненіи вышеизложенныхъ принциповъ Энглера систематическаго распредѣленія цвѣтковыхъ растений, надо постоянно имѣть въ виду этотъ законъ корреспондирующихъ стадій развитія, на который особенное вниманіе обращаетъ также и Виландъ.

При попыткахъ прослѣдить филогенію нынѣ живущихъ группъ растительнаго царства, какъ извѣстно, главное затрудненіе заключается въ томъ, что мы весьма часто бываемъ склонны ошибочно придавать большое значеніе тѣмъ признакамъ, какъ якобы признакамъ близкаго филогенетическаго родства, которые на самомъ дѣлѣ однако являются выраженіемъ линіи параллельнаго развитія формъ. Многочисленные случаи гомоплазіи еще болѣе затемняютъ наши филогенетическія изысканія, такъ что подчасъ бываетъ трудно придти къ какому нибудь опредѣленному заключенію¹⁾.

Современныя цвѣтковыя растенія представляютъ разнообразнѣйшіе типы покрытосѣменнаго растенія; одни изъ этихъ типовъ несомнѣнно представляютъ растенія б. и. м. далеко ушедшія по пути эволюціи со временъ мѣлового и начала третичнаго періода; другіе типы до сихъ поръ въ тѣхъ или иныхъ органахъ своихъ проявляютъ низкую ступень организациіи и должны быть разсматриваемы, какъ типы б. и. м. старые, первобытные. Въ ископаемомъ состояніи, со временъ перваго появленія покрытосѣменныхъ на земномъ шарѣ, со временъ мѣлового періода, намъ извѣстны тѣ же типы этихъ растений, которые существуютъ и поднесъ, и растительная палеонтологія до сихъ поръ не открыла намъ болѣе простыхъ покрытосѣменныхъ, чѣмъ нынѣ живущія. Но которыя же изъ нынѣ живущихъ покрытосѣменныхъ растений мы должны признать за типы болѣе древніе, исходные, примитивные? Разумѣется, во-первыхъ такіа, которыя хотя бы отчасти по

1) L. e., стр. 97.

морфологическому строенію своему приближались къ типу голосѣменныхъ растений, ибо филогенетическое родство покрытосѣменныхъ растений съ голосѣменными не подлежитъ сомнѣнію. Это ясно изъ строенія микро- и макроспоролистиковъ тѣхъ и другихъ, изъ исторіи развитія микро- и макроспоры (пыльцы и зародышевого мѣшка) обоихъ высшихъ растительныхъ типовъ, изъ дальнѣйшаго развитія самого зародышевого мѣшка и зародыша изъ оплодотворенной яйцеклѣтки.

Зародышевый мѣшокъ голосѣменныхъ растений (за малыми лишь исключениями, наблюдаемыми у самыхъ высшихъ голосѣменныхъ — у *Gnetales*), какъ мы уже видѣли, построенъ еще по типу остальныхъ архегоніатныхъ растений, представляя лишь дальнѣйшее упрощеніе женскаго полового поколѣнія архегоніатныхъ. Зародышевый мѣшокъ голосѣменныхъ (см. рис. 117) есть не что иное, какъ та же макроспора разнospоровыхъ папоротникообразныхъ (см. рис. 118), развивающаяся въ своемъ макроспорангій, каковымъ является сѣмяпочка голосѣменнаго, но никогда уже изъ этого макроспорангія не высѣвающаяся. Дальнѣйшее развитіе этой макроспоры голосѣменныхъ происходитъ въ самомъ макроспорангій, въ связи съ произведшимъ макроспорангій безполымъ (споровымъ) поколѣшемъ материнскаго растенія. То же самое мы видимъ и у покрытосѣменныхъ. Безполое (спорообразующее) поколѣніе покрытосѣменныхъ растений, т. е.,

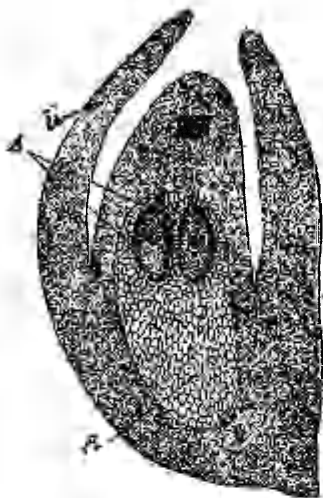


Рис. 117. Продольный разрѣзъ сѣмяпочки голосѣменнаго растенія — ели: *Pr* — бѣлокъ или эндоспермъ, гомологъ женскаго предростка, заполняющій зародышевый мѣшокъ сѣмяпочки; *A* — архегоніи или корпускулы; *n* — интегументъ или покровъ сѣмяпочки (по Страсбургеру).

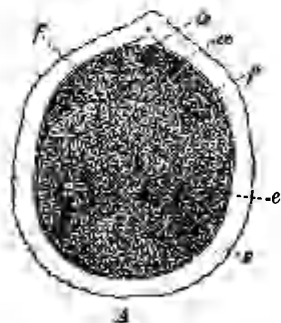


Рис. 118. Макроспора *Selaginella*. *A* — въ продольномъ разрѣзѣ черезъ шесть недѣль послѣ почка. Предростокъ или эндоспермъ (*e*) у основанія макроспоры еще не окончательно развитъ, верхняя зеленая часть предростка (*f*) имѣетъ три архегоніи — *ae*, *s* — оболочка макроспоры (по Пфефферу).

иначе говоря, само цвѣтковое растение производит на своихъ макроспорофиллахъ (плодолистикахъ) макроспорангии (сѣмяпочки), и въ макроспорангіяхъ этихъ развивается обычно одна макроспора (зародышевый мѣшокъ) совершенно такимъ же образомъ, какъ и у голосѣменныхъ. Еще больше

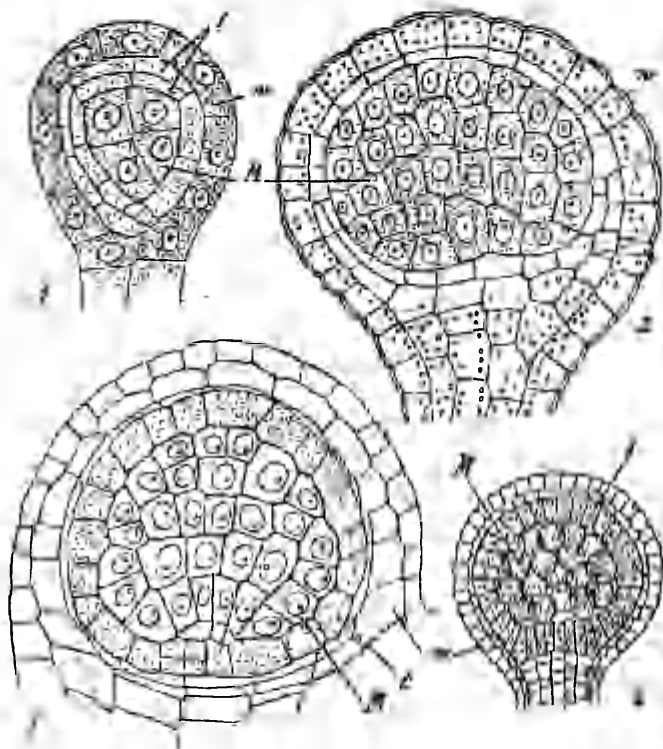


Рис. 119. Спороангии и его гомологи. — Фиг. 1. Молодой спороангий *Asplenium Adiantum nigrum* въ оптическомъ разрѣзѣ. — Фиг. 2. То же *Lycopodium clavatum*. — Фиг. 3. Молодой микроспороангий *Selaginella inaequalifolia* въ оптическомъ разрѣзѣ. — Фиг. 4. Поперечный разрѣзъ молодого пыльцевого гнѣзда (микроспороангия) *Symphytum officinale*. — На всѣхъ фигурахъ *w* — означаетъ стѣнку, *t* — таблитчатая или выстилающая клѣтки, tapetum, *M* — ткань, развивающую споры или пыльцевые зернышки (археспоріи). — Фиг. 1 и 2 по Задебеку, 3 — по Саксу, 4 — по Гёбелю.

гомологии между покрытосѣменными и голосѣменными при развитіи въ микроспороангіяхъ (пыльцевыхъ мѣшкахъ) микроспоръ (пыльцы). Одинъ и тотъ же основной ходъ развитія наблюдается у разнospоровыхъ папоротникообразныхъ, у голосѣменныхъ и у покрытосѣменныхъ растений (см. рис. 119). Образование стѣнки (*w*) микроспороангия (пыльцевого мѣшка),

образованіе слоя выстилающихъ клѣтокъ (*t*) и археспорія (*M*). То же образованіе пыльцы изъ клѣтокъ археспорія путемъ четвертованія, какъ здѣсь, такъ и тамъ. Развитіе микро- и макроспорангіевъ, микро- и макроспоръ у голосѣмныхъ и покрытосѣмныхъ идетъ настолько аналогичнымъ путемъ и настолько напоминаетъ соотвѣтствующія стадіи развитія у разноспоровыхъ папоротникообразныхъ, что одно уже это одинаковое гомологичное развитіе органовъ размноженія спорофитовъ или бесполоыхъ поколѣній у папоротникообразныхъ, голосѣмныхъ и покрытосѣмныхъ не оставляетъ ни малѣйшаго сомнѣнія въ филогенетической близости этихъ трехъ крупныхъ отдѣловъ высшихъ растений, и именно въ таковой ихъ филогенетической послѣдовательности:



Рис. 120. Проросшее пыльцевое зернышко (микроспора) ели — *Pinus excelsa* (по Страсбургеру): *rh* — зачаточная ризоидальная клѣтка; *p₁*, *rf* — вегетативныя клѣтки мужского заростка; *r* — генеративныя или сперматогенныя клѣтки; *P* — ядро клѣтки, вырастающей въ пыльцевую трубочку.

папоротникообразныя ➡➡ голосѣмныя ➡➡ покрытосѣмныя.

Болѣе рѣзкая разница наблюдается между голосѣмными и покрытосѣмными при прорастаніи микро- и въ особенности макроспоръ. Въ этомъ отношеніи голосѣмныя представляютъ въ огромномъ большинствѣ случаевъ еще типичные архегоніаты, а покрытосѣмныя, какъ мы уже знаемъ, на первый взглядъ какъ бы проявляютъ совершенно новыя черты развитія, несвойственныя ни голосѣмнымъ, ни папоротникообразнымъ. При прорастаніи микроспоры голосѣмныхъ (пыльцы ихъ) (см. рис. 120), въ микроспорѣ этой образуется зачаточный мужской заростокъ, гомологичный болѣе развитымъ мужскимъ заросткамъ папоротникообразныхъ (*rh*, *p₁*, *rf*); образуется клѣтка-стѣнка архегонія, вытягивающаяся, по Бѣляеву, въ пыльцевую трубочку (*P*); образуется антерозоидальная клѣтка, которая, дѣлясь далѣе, даетъ два генеративныхъ ядра (*r*), гомологичныхъ антерозоидамъ или живчикамъ папоротникообразныхъ и предназначенныхъ для оплодотворенія женскаго ядра. У нѣкоторыхъ голосѣмныхъ, какъ показали впервые изслѣдованія японскихъ ученыхъ Икено и Хиразе, генеративныя ядра пыльцевой трубочки, по вы-

ходѣ ихъ изъ таковой, обращаются въ настоящіе многожгутиковые крупные антерозоиды или живчики (см. рис. 88, на стр. 78). Такіе антерозоиды найдены нынѣ у голосѣменныхъ: *Ginkgo biloba* и *Cycadaceae* (*Cycas*, *Zamia* и т. д.).

У покрытосѣменныхъ микроспора или пыльца (см. рис. 121) послѣ прорастанія дѣлится всего однажды пополамъ, да и то не целлюлезной оболочкой, а только тонкой пленкой. Получаются въ пыльцѣ два ядра — вегетативное (*P*) и генеративное; послѣднее затѣмъ дѣлится еще на два генеративныхъ ядра (*M*), служащихъ для оплодотворенія женскихъ ядеръ макроспоры. Вегетативное ядро со своей протоплазмой гомологично, по изслѣдованіямъ Бѣляева, клѣткѣ, составляющей оболочку антеридія, и вытягивается далѣе въ пыльцевую трубочку; а два генеративныхъ ядра покрытосѣменныхъ гомологичны двумъ генеративнымъ ядрамъ голосѣменныхъ или ихъ антерозоидамъ. Но настоящихъ антерозоидовъ въ микроспорѣ покрытосѣменныхъ никогда не образуется, а равно совершенно не развивается въ пыльцѣ покрытосѣменныхъ хотя бы малѣйшій остатокъ мужского предростка. Вся микроспора покрытосѣменныхъ при своемъ развитіи сводится къ одному антеридію съ двумя оплодотворяющими ядрами — гомологами антерозоидовъ. Какъ уже сказано только что, настоящихъ живчиковъ у покрытосѣменныхъ никто до сихъ поръ не наблюдалъ, но изслѣдованія Навашина и Гиньяра показали, что у нѣкоторыхъ покрытосѣменныхъ растений генеративныя ядра пыльцевой трубочки производятъ при оплодотвореніи червеобразныя движенія (см. рис. 122), а слѣдовательно, и эти образованія не совершенно лишены еще подвижности, столь характерной для мужскихъ половыхъ продуктовъ архегоніатныхъ растений.

Гораздо крупнѣе различія между тѣми процессами, которые происходятъ при прорастаніи макроспоры голосѣменныхъ и покрытосѣменныхъ, и на первый взглядъ здѣсь разница настолько значительная, что трудно свести исторію развитія макроспоры покрытосѣменныхъ къ типу архегоніатныхъ растений, хотя, какъ мы сейчасъ увидимъ, филогене-

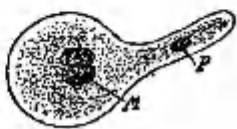


Рис. 121. Прорастающее пыльцевое зернышко (микроспора) покрытосѣменныхъ: вегетативное ядро пыльцевой трубочки (*P*) и генеративныя или сперматогенныя ядра (*M*).

тическая связь и здѣсь не нарушена окончательно между покрытосѣменными и голосѣменными.

Въ макроспорѣ (зародышевомъ мѣшкѣ) голосѣменныхъ при прорастаніи ея, какъ вы помните, конечно, образуется особая многокѣтная ткань, заполняющая цѣликомъ всю полость зародышевого мѣшка (см. рис. 117, на стр. 118) совершенно по тому же типу, какъ это явление происходитъ въ макроспорѣ ликоподіевыхъ, наприм. *Selaginella* (см. рис. 118). Какъ тамъ, такъ и здѣсь, у голосѣменныхъ, эта многокѣтная ткань есть не что иное, какъ редуцированный женскій заростокъ, въ которомъ у голосѣменныхъ на концѣ, обращенномъ къ сѣмязоводу, образуется отъ 2 до 15 женскихъ половыхъ органовъ — корпускулы (рис. 117, А). Корпускулы голосѣменныхъ несомнѣнно гомологичны архегонію папоротникообразныхъ, только это архегоніи редуцированные. Они состоятъ (см. рис. 123) изъ яйцекѣтки (о), брюшной канальцевой кѣтки (bc) и кѣтокъ-розетокъ (hw), гомологичныхъ шейнымъ кѣткамъ архегоніевъ папоротникообразныхъ. Шейной канальцевой кѣтки у голосѣменныхъ уже нѣтъ; она атрофирована. Оплодотвореніе состоитъ въ слятіи генеративнаго ядра пыльцевой трубочки (или гомологичнаго ему антерозоида у цикадовыхъ и *Ginkgo*) съ яйцекѣткой корпускулы (архегоніи), послѣ чего изъ оплодотворенной яйцекѣтки развивается зародышъ сѣмени, а женскій заростокъ макроспоры (зародышевого мѣшка) обращается въ эндоспермъ сѣмени голосѣменныхъ. Характерная особенность голосѣменныхъ: эндоспермъ всегда образуется у нихъ до оплодотворенія.

Рис. 122. Зародышевый мѣшокъ *Lilium Martagon* въ моментъ оплодотворенія: одно генеративное ядро (g_1) сливается съ ядромъ яйцекѣтки (e), а другое генеративное ядро (g_2) — съ обоими полярными ядрами (p); оба генеративныхъ ядра производятъ при этомъ червеобразныя движенія; s — синергида, а — антиподы (по Guignard).

Совершенно иначе, на первый взглядъ, развивается за-

родышевый мѣшокъ или макроспора у покрытосѣменныхъ. Развитие зародышевого мѣшка прослѣжено нынѣ почти у всѣхъ типовъ покрытосѣменныхъ и, за малыми лишь исключешями, протекаетъ вездѣ по одному и тому же шаблону. Развитие зародышевого мѣшка покрытосѣменныхъ начинается до оплодотворенія его слѣдующимъ процессомъ: ядро зародышевого мѣшка дѣлится пополамъ на два ядра, и оба ядра отходятъ къ полюсамъ — одно въ сторону сѣмязхода, другое въ сторону халазы (сѣмяножки). Тамъ, на полюсахъ оба ядра дѣлятся

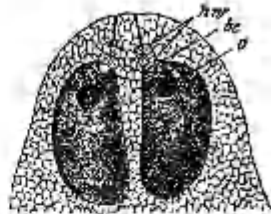


Рис. 123. Верхняя часть эндосперма ели, съ двумя корпскулами или архегониями: *o* — яйцеклѣтка, *bc* — брюшная канальцевая клѣтка, *hw* — стѣнка шейки архегония (по Страсбургеру).



Рис. 124. Зародышевый мѣшокъ *Lilium Martagon* до оплодотворенія: *s* — синергиды, *a* — антиподы, *e* — ядро яйцеклѣтки, *p* — полярныя ядра (по Guignard).

повторно на четыре ядра; по одному полярному ядру (см. рис. 124, *p*) теперь отходятъ къ центру зародышевого мѣшка и либо сливаются здѣсь другъ съ другомъ, образуя вторичное ядро зародышевого мѣшка, либо временно остаются рядомъ неслитными. На полюсахъ же зародышевого мѣшка образуются: на полюсѣ, обращенномъ къ сѣмязходу, три голыхъ клѣтки яйцевого аппарата, на противоположномъ же полюсѣ, обращенномъ къ халазѣ, — три голыхъ клѣтки, антиподы (*a*). Яйцевой аппаратъ состоитъ изъ женской клѣтки — яйца (*e*) и двухъ вспомогательныхъ клѣтокъ или синергидъ (*s*). Какъ вы видите, все устройство и развитие зародышевого мѣшка (макроспоры) покрытосѣменныхъ до оплодотворенія настолько рѣзко отличается отъ того, что мы наблюдаемъ у голосѣмныхъ и прочихъ архегоніатъ, что причислить покрытосѣмныя къ архегоніатамъ уже невозможно, и

здѣсь мы видимъ глубокую пропасть между голосѣмными и покрытосѣмными. Правда, пробовали отождествлять антиподныя клѣтки зародышевого мѣшка покрытосѣменныхъ

съ послѣднимъ остаткомъ женскаго заростка архегоніатныхъ растеній, а яйцевой аппаратъ съ еще болѣе редуцированнымъ архегоніемъ, отъ котораго сохранились лишь яйцеклѣтка и двѣ шейныя клѣтки — синергиды, но такое отождествленіе или гомологизація имѣеть лишь поверхностный характеръ и не объясняетъ намъ ни сліянія полярныхъ ядеръ во вторичное ядро зародышеваго мѣшка, ни того замѣчательнаго явленія двойного оплодотворенія, которое характерно для покрытосѣменныхъ и къ разсмотрѣнію котораго мы сейчасъ перейдемъ.

Если совершенно своеобразно строеніе зародышеваго мѣшка покрытосѣменныхъ до оплодотворенія и совсѣмъ не похоже на то, что мы видимъ въ макроспорахъ голосѣменныхъ и прочихъ архегоніатныхъ растеній, то еще замѣчательнѣе здѣсь актъ оплодотворенія. Мы видѣли уже выше, что въ пыльцевой трубчкѣ покрытосѣменныхъ имѣется одно вегетативное ядро и два ядра генеративныхъ (см. рис. 121, на стр. 121, *P* и *M*). Когда пыльцевая трубочка дорастетъ до яйцевого аппарата зародышеваго мѣшка покрытосѣменныхъ, то одно изъ генеративныхъ ядеръ сливается съ ядромъ яйцеклѣтки, другое же генеративное ядро направляется ко вторичному ядру зародышеваго мѣшка, образовавшемуся, какъ мы видѣли раньше, изъ сліянія двухъ полярныхъ ядеръ, и сливается съ этимъ вторичнымъ ядромъ (см. рис. 122, на стр. 122). Получается явленіе, извѣстное подъ названіемъ двойного оплодотворенія, явленіе совершенно новое, абсолютно неизвѣстное у другихъ болѣе низко организованныхъ растеній, но прослѣженное на многихъ типахъ растеній покрытосѣменныхъ, хотя бы и съ нѣкоторыми модификаціями въ деталяхъ.

Результатомъ такого двойного оплодотворенія является слѣдующее: оплодотворенное яйцо яйцевого аппарата развивается далѣе въ зародышъ сѣмени; а оплодотворенное вторичное ядро зародышеваго мѣшка путемъ свободнаго дѣленія даетъ паренхиматическую ткань, заполняющую весь зародышевой мѣшокъ и образующую эндоспермъ сѣмени. У голосѣменныхъ, какъ мы видѣли, эндоспермъ сѣмени образуется до оплодотворенія зародышеваго мѣшка и представляетъ гомологъ женскаго заростка архегоніатныхъ растеній. У покрытосѣменныхъ эндоспермъ обра-

зуется всегда послѣ оплодотворенія и какъ результатъ оплодотворенія вторичнаго ядра зародышеваго мѣшка вторымъ генеративнымъ ядромъ пыльцевой трубочки. Послѣ этого синергиды и антиподы вытѣсняются и уничтожаются разрастающейся въ зародышевомъ мѣшкѣ тканью эндосперма. Мы видимъ такимъ образомъ, какія сложныя явленія разыгрываются при развити и оплодотвореніи зародышеваго мѣшка покрытосѣменныхъ растений и какъ далеки эти явленія отъ того, что мы видимъ въ зародышевомъ мѣшкѣ голосѣмныхъ. Тамъ явленія протекаютъ аналогично другимъ архегоніатамъ и представляютъ тѣ же, но упрощенныя фазы развитія. Тутъ выступаютъ на сцену совершенно новыя явленія, совершенно особый типъ двойнаго оплодотворенія, честь открытія котораго принадлежитъ нашему выдающемуся соотечественнику проф. С. Г. Навашину (см. рис. 125).



С. Навашина

Какъ однако ни важны и ни принципиальны эти отличія, можно однако и ихъ свести къ той же схемѣ, какую мы видимъ у голосѣмныхъ, и тѣмъ доказать, что все же филогенетически покрытосѣмные связаны съ голосѣмными и несомнѣнно произошли отъ послѣднихъ. Остается лишь пока открытымъ вопросъ, отъ какихъ именно голосѣмныхъ — вышихъ или низшихъ, нынѣ еще живущихъ или давно уже вымершихъ ведетъ свое начало обширный и разнообразный классъ покрытосѣменныхъ цвѣтковыхъ растений?

По мнѣнію Порша, въ зародышевомъ мѣшкѣ покрытосѣмныхъ имѣется два редуцированныхъ архегонія, а женскій заростокъ здѣсь такъ же совершенно атрофированъ, какъ

Рис. 125. Проф. С. Г. Навашинъ.

и мужской заростокъ въ пыльцѣ покрытосѣменныхъ. Каждый архегоній зародышевого мѣшка покрытосѣменныхъ, изъ которыхъ одинъ представленъ яйцевымъ аппаратомъ, а другой антиподными клѣтками, состоитъ изъ способной къ оплодотворенію яйцеклѣтки, изъ брюшной канальцевой клѣтки (полярнаго ядра) и изъ двухъ клѣтокъ шейки (синергиды яйцевого аппарата и двѣ изъ антиподныхъ клѣтокъ). Ланда, изучая процессъ оплодотворенія у *Thuja*, показалъ, что въ корпускулахъ этого голосѣннаго растенія иногда оплодотворяется не только яйцо корпускулы, но и брюшная канальцевая клѣточка, и даже изъ такой оплодотворенной брюшной канальцевой клѣточки развивается маленькое многоклѣтное тѣльце.

Переноса наблюденія Ланда надъ оплодотвореніемъ у туйи на покрытосѣменные, Поршъ находитъ возможнымъ признать полярныя клѣтки (см. рис. 124, р) зародышевого мѣшка покрытосѣменныхъ за гомологи брюшныхъ канальцевыхъ клѣтокъ двухъ имѣющихся здѣсь архегоніевъ и этимъ объясняетъ и явленіе двойного оплодотворенія, и явленіе сліянія полярныхъ ядеръ зародышевого мѣшка покрытосѣменныхъ въ одно вторичное его ядро. То, что у туйи происходитъ лишь случайно, иногда, то у покрытосѣменныхъ уже сдѣлалось правиломъ и постояннымъ систематическимъ ихъ признакомъ. Взглядъ Порша на натуру ядеръ зародышевого мѣшка покрытосѣменныхъ довольно правдоподобенъ и во всякомъ случаѣ нѣсколько выясняетъ намъ тѣ новыя и неожиданныя явленія, которыя мы наблюдаемъ при оплодотвореніи зародышевого мѣшка покрытосѣменныхъ.

Правда, существуютъ и другія объясненія этихъ интересныхъ явленій. Навашинъ считаетъ, что мы имѣемъ здѣсь дѣло съ полиэмбрионіей, что эндоспермъ покрытосѣннаго есть полученный путемъ оплодотворенія второй зародышъ того же растенія, зародышъ, никогда не развивающійся въ самостоятельное растеніе, но на счетъ котораго питается зародышъ первый, получившійся послѣ оплодотворенія яйца яйцевого аппарата.

Страсбургеръ, Вескъ, Веттштейнъ, Гиньяръ и др. принимаютъ яйцевой аппаратъ покрытосѣменныхъ за группу редуцированныхъ до одной клѣтки архегоніевъ, а антиподы считаютъ послѣднимъ остаткомъ женскаго

заростка архегошіатъ. Dangeard, Chamberlain, Schaff-
пег и Лотси признають, что въ зародышевомъ мѣшкѣ
покрытосѣменныхъ имѣются двѣ группы редуцированныхъ
до одной клѣтки архегоніевъ, и женскаго заростка совер-
шенно нѣтъ. Наконецъ, Поршъ, какъ мы видѣли только
что, считаетъ, что здѣсь имѣются не двѣ группы архегоніевъ,
а два архегонія, каждый изъ 4-хъ клѣтокъ: яйцеклѣтки,
брюшной канальцевой клѣтки и двухъ шейныхъ клѣтокъ.
Мнѣ лично больше всего нравится объясненіе Порша, но
если мы примемъ и другія толкованія, то все же, хотя и
отдаленная, филогенетическая связь покрытосѣменныхъ съ
голосѣменными не подлежитъ сомнѣнію. Намъ слѣдуетъ
теперь ближе установить эту связь не только эмбриологи-
чески, но и морфологически.

Лекція седьмая.

Казуарины — *Casuarinaceae*.

Посмотримъ теперь, нѣтъ ли среди нынѣ существующихъ покрытосѣменныхъ типовъ особенно просто построенныхъ, примитивныхъ, и если есть, то въ какомъ отношеніи типы эти стоятъ съ одной стороны къ болѣе высокоорганизованнымъ цвѣтковымъ растеніямъ, съ другой — къ архегоніатамъ вообще, къ голосѣннымъ въ частности? Конечно, такіе типы есть, и, какъ мы увидимъ далѣе, имѣется среди покрытосѣменныхъ даже не одинъ такой типъ, а нѣсколько.

Однимъ изъ самыхъ замѣчательныхъ простѣйшихъ типовъ покрытосѣменныхъ растеній является небольшое сем. *Casuarinaceae*, которое Энглеръ и Веттштейнъ ставятъ въ началѣ системы двудольныхъ, а Вармингъ со знакомъ вопроса относитъ къ порядку *Urticiflorae* — кропивоцвѣтныхъ. Дѣйствительно, **казуарины** представляютъ во многихъ отношеніяхъ удивительныя растенія, отличающіяся цѣлымъ рядомъ крайне примитивныхъ, такъ сказать, допотопныхъ признаковъ, совершенно несвойственныхъ огромному большинству нынѣ живущихъ цвѣтковыхъ растеній; это какъ бы выходцы изъ совершенно другого міра. Имѣя въ организаціи своей цѣлый рядъ признаковъ, сближающихъ ихъ скорѣе съ голосѣнными или даже папоротникообразными, **казуарины**, по строенію цвѣтовъ и плодовъ своихъ, однако несомнѣнно принадлежатъ къ покрытосѣннымъ и при томъ же двудольнымъ растеніямъ, если признавать дѣленіе покрытосѣменныхъ на однодольныя и двудольныя, какъ дѣлаютъ до сихъ поръ всѣ систематики. А между тѣмъ среди двудольныхъ

казуарины занимают совершенно обособленное мѣсто въ системѣ, и съ перваго взгляда даже трудно подыскать среди остальныхъ покрытосѣменныхъ растений не только родственныя, но даже аналогичныя имъ формы.

Насколько крайне оригинально наружное и внутреннее строение этихъ растений, представляющее смѣсь признаковъ безусловно архаическихъ съ признаками болѣе совершенной организаци цвѣтковыхъ растений, настолько же оригинально и своеобразно ихъ географическое распространѣніе на землѣ.

См. *Casuarinaceae* представлено на земномъ шарѣ однимъ всего родомъ *Casuarina* въ 25—30 видахъ. Это деревья или кустарники, по первому взгляду напоминающіе скорѣе сильно развѣтвленные хвощи, нежели цвѣтковые растения (см. рис. 126). Тонкія прутьевидныя вѣтви ихъ сидятъ б. ч. мутовчато и выходятъ изъ пазухъ мелкихъ, мутовчато расположенныхъ, чешуевидныхъ, б. ч. сросшихся въ зубчатое влагалище, совсѣмъ какъ у хвощей, листьевъ. Междоузлія длинныя, членистыя и, какъ у хвощей, легко разламываются на членики и безъ труда вытягиваются тогда изъ листовыхъ

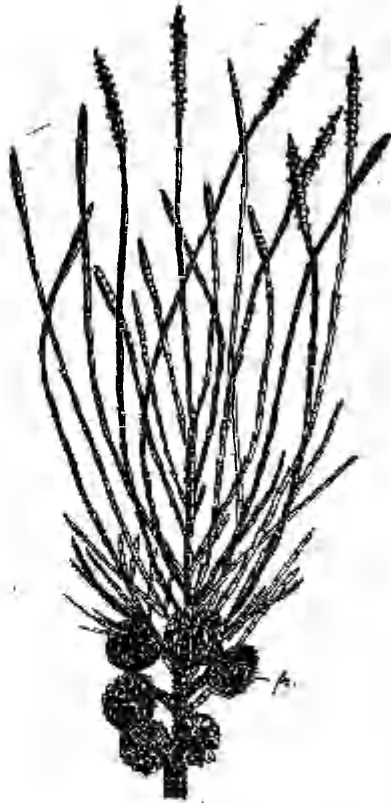


Рис. 126. *Casuarina equisetifolia* Forst. Вѣтвь съ мужскими соцвѣтціями наверху и соплодіями (fr) — внизу (по Poisson).

влагалищъ; подобно хвощамъ, междоузлія эти имѣютъ б. ч. на своей поверхности продольныя выдающіяся ребра, а между ними бороздки; въ довершеніе внѣшняго своего сходства съ хвощами казуарины на концѣ вѣтвей своихъ несутъ какъ бы плодущіе колоски, по внѣшнему виду нѣсколько напоминающіе споровые колоски или шишки хвощей; это однако не споровые колосья, а мужскія соцвѣтціи этихъ растений. Отъ

хвощей по внѣшнему виду казуарины отличаются лишь присутствіемъ въ болѣе нижнихъ частяхъ вѣтвей, на боковыхъ



Рис. 127. Волосисто-кистевидное женское соцвѣтіе *Casuarina equisetifolia* Forst. (по Энглеру).

коротенькихъ вѣточкахъ сначала въ большомъ количествѣ собранныхъ женскихъ соцвѣтій, волосисто-кистевидныхъ (см. рис. 127), затѣмъ, при созрѣваніи сѣмянъ, деревянистыхъ, шишкообразныхъ округлыхъ образований — соплодій (см. рис. 126, *fr* и рис. 128), напоминающихъ нѣсколько какъ бы деревянистыя шишки нѣкоторыхъ голосѣменныхъ растеній, но только отдѣльныя части этихъ шишекъ разверзаются двумя створками, и оттуда

высыпаются снабженныя крыловидными органами сѣмена, точнѣе говоря, сами плоды этихъ растеній (см. рис. 129).

Сильно развѣтвленные, прутьевидныя, жесткія, какъ у хвощей, округлыя, четырехгранныя или многогранныя вѣтви этихъ растеній совершенно не даютъ тѣни, ибо листья ихъ до крайности редуцированы, и фотосинтезъ изъ листьевъ перешелъ въ стебли, которые поэтому въ болѣе молодомъ состояніи (первые годы) зеле-



Рис. 128. Соплодіе *Casuarina leucodon* Poisson (по Энглеру).



Рис. 129. Плодъ *Casuarina leucodon* Poisson (по Энглеру).

ные. Напоминая собою сильно развѣтвленные древовидные или кустарные хвощи, растенія эти по общему габитусу своему похожи также на *Ephedra* изъ голосѣменныхъ. Весь общій обликъ растеній этихъ свидѣтельствуетъ о ихъ значительномъ приспособленіи къ ксерофитному образу жизни.

Сходство казуаринъ съ хвощами, говоритъ Энглеръ, однако чисто внѣшнее, и о родствѣ ихъ съ этими растеніями или о происхожденіи ихъ отъ хвощей серьезно нельзя и разсуждать. Большая филогенетическая близость наблюдается

у казуаринъ съ *Ephedra*, выражаясь между прочимъ и въ ихъ сосудисто-волокнистой системѣ; однако, по мнѣнію Энглера, строеше цвѣтовъ казуаринъ, будучи типично покрытосѣменное и отличаясь довольно рѣзко отъ аналогичныхъ органовъ у *Ephedra*, не можетъ подать повода къ мысли о болѣе близкомъ родствѣ *Casuarina* и *Ephedra*. Мы увидимъ однако впослѣдствіи, что Веттштейнъ держится иного на этотъ счетъ мнѣнія и даже находитъ возможнымъ



Рис. 130. Ландшафтъ Австрали: а — эвкалиптовое дерево, б — казуарины.

выводить типъ строеши органовъ размноженія *Casuarina* непосредственно отъ типа *Ephedra*.

Во всякомъ случаѣ, при всемъ своемъ внѣшнемъ сходствѣ съ хвощами и голосѣменной *Ephedra*, казуарины являются несомнѣнно покрытосѣменными цвѣтковыми растениями, совершенно обособленно стоящими въ системѣ.

Эти оригинальныя растения свойственны главнымъ образомъ Австрали, встрѣчаются однако также въ Новой Каледоніи, на Зондскихъ островахъ, на Индо-Малайскомъ полуостровѣ Азіи, на Маскаренѣхъ и на островахъ Тихаго Океана. Въ Австрали (см. рис. 130), однако, они имѣютъ большую часть своихъ представителей, встрѣчаются тамъ обильно и своимъ характернымъ габитусомъ придаютъ извѣстный отпечатокъ

оригинальной вообще австралійской растительности. Какъ уже сказано, сем. *Casuarinaceae* заключаетъ въ себѣ одинъ всего родъ *Casuarina* Rumph. Родъ этотъ подраздѣляется на два подрода: крупный подродъ *Cylindraceae* Poiss. — 20 видовъ, по преимуществу распространенныхъ въ Австраліи, и *Tetragonae* Poiss. — 5 всего видовъ, отсутствующихъ въ Австраліи, но свойственныхъ главнымъ образомъ Новой Каледоніи, отчасти островамъ Фиджи, Борнео, Суматра и Амбойна. Такое географическое распространеніе также свидѣлствуетъ о глубокой древности этихъ покрытосѣменныхъ растений. Извѣстно, что Австралія и отчасти прилегающіе къ ней Индо-Малайскій архипелагъ и полуостровъ служатъ убѣжищемъ для многихъ вымирающихъ типовъ растительнаго и животнаго царства. Къ сожалѣнію, древность *Casuarina* палеонтологически доказать нельзя. Ни болѣе широкое географическое распространеніе растений этихъ въ третичный періодъ, ни существованіе морфологическихъ предковъ ихъ въ болѣе глубокихъ отложеніяхъ земной коры доказать палеонтологически не возможно. Правда, описаны были ископаемыя казуарины изъ эоцена Европы, но Шимперъ сомнѣвается въ вѣрности опредѣленія этихъ находокъ и думаетъ, что подъ именемъ *Casuarina* описаны были изъ эоценовыхъ отложеній Европы скорѣе всего вымершіе виды *Ephedra*.

Посмотримъ ближе, какъ устроены цвѣты этихъ растений. Они раздѣльнополые, однодомные и очень простой организаціи; мужскіе цвѣты (см. рис. 133, на стр. 135) однопокровные съ чашечковиднымъ чешуйчатымъ покровомъ; женскіе (см. рис. 135, на стр. 135) — совсѣмъ лишены покрова. По мнѣнію Энглера, эти цвѣты первично-однопокровные или безпокровные и первично-раздѣльнополые. Такъ какъ органы размноженія голосѣменныхъ растений раздѣльнополы и приспособлены къ опыленію при помощи вѣтра, то, конечно, проще всего представить себѣ, что при возникновеніи первыхъ покрытосѣменныхъ изъ голосѣменныхъ сначала возникли покрытосѣменные раздѣльнополые, приспособленные къ вѣтроопыленію и съ очень примитивнымъ устройствомъ цвѣтовъ. Таковыми и являются казуарины. Цвѣты ихъ раздѣльнополы, безъ признаковъ рудиментарныхъ женскихъ органовъ въ мужскихъ цвѣтахъ, подчеркиваетъ Энглеръ, или рудиментарныхъ мужскихъ

органовъ въ женскихъ цвѣтахъ; слѣдовательно, ихъ раздѣльнополость первичная. Цвѣты казуаринъ приспособлены къ вѣтроопыленію, что подробнѣе увидите вы дальше, т. е. опять таки филогенетическая близость къ голосѣмнымъ, которыя всѣ безъ исключенія приспособлены къ опыленію при помощи вѣтра. Мужскіе цвѣты однопокровные, женскіе безпокровные, и нѣтъ никакихъ ни морфологическихъ, ни эмбриологическихъ данныхъ считать эту безпокровность или однопокровность цвѣтовъ вторичной, пріобрѣтенной потерей первоначально бывшихъ покрововъ, т. е., значить, по терминологіи Энглера, какъ мы видѣли на прошлой лекціи, цвѣты казуаринъ должны быть отнесены по свойству ихъ покрововъ къ ахламиднымъ (женскіе) и гомохламиднымъ (мужскіе), а не къ апохламиднымъ и апопетальнымъ, т. е. не къ такимъ цвѣтамъ, у которыхъ простота строенія покрововъ объясняется послѣдующей редукціей покрововъ и, слѣдовательно, получилась путемъ регрессивнаго развитія. Энглеръ полагаетъ, что казуарины по строенію крайне простыхъ цвѣтовъ своихъ являются формами начальными, исходными, а не вторичными, производными.

Правда, и мужскіе, и женскіе цвѣты казуаринъ собраны соцвѣтіями; мужскіе обыкновенно на концахъ самыхъ молодыхъ верхушечныхъ вѣтвей мутовками, въ колосовидныхъ соцвѣтіяхъ; женскіе же цвѣты сгруппированы въ головчатые соцвѣтія на короткихъ боковыхъ вѣточкахъ (см. рис. 126). Нѣкоторые систематики считаютъ даже мужскія соцвѣтія казуаринъ за колосовидныя сережки и морфологически сближаютъ семейство это вообще съ сережкоцвѣтными растеніями, куда относятся порядки *Salicales*, *Fagales*, *Myricales*, *Juglandales* и др., которыя въ былое время объединялись подъ общимъ именемъ *Amentaceae* — сережкоцвѣтныя. Группированіе цвѣтовъ въ соцвѣтія есть безусловно признакъ болѣе высокой морфологической организаціи, чѣмъ распредѣленіе цвѣтовъ единично или въ очень простыя соцвѣтія. Но изъ прошлой лекціи мы уже знаемъ законъ корреспондирующихъ стадій развитія, по каковому закону отдѣльные органы растенія, при общей низкой организаціи его, могутъ имѣть болѣе сложное развитіе, иначе говоря, въ отдѣльныхъ своихъ частяхъ или органахъ данный типъ можетъ опередить самого себя на пути эволюціи и развиться дальше своего общаго уровня.

Поэтому, при всей простотѣ организации казуаринъ и при крайней примитивности строения ихъ цвѣтовъ, насъ

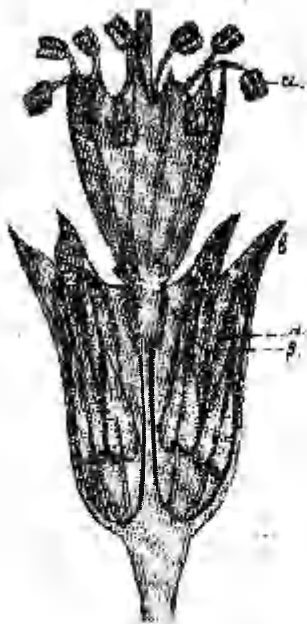


Рис. 131. Часть мужского соцвѣтія *Casuarina equisetifolia* Forst. въ продольномъ разрѣзѣ, сильно увеличено: *b* — верхушечный листъ, *a* и *β* — прицвѣтники, *α* — тычинка (по Энглеру).

Casuarinae съ *Amentaceae*, какъ на основаніи ихъ общаго габитуса неестественно было бы выводить ихъ изъ *Equisetaceae*.

Мужскіе цвѣты казуаринъ сидятъ мутовчато (см. рис. 131 и 132) въ пазухахъ мутовчато расположенныхъ верхушечныхъ листьевъ (*b*). Каждый цвѣтокъ имѣетъ два покроволистика (p^1, p_1), расположенные медианно, и два прицвѣтника (*a* и *β*), расположенные по бокамъ. Иногда покровъ редуцируется до одного задняго покроволистика (p^1), передній же атрофируется. Тычинка одна (см. рис. 133), центральная, сначала съ короткой нитью, вытягивающейся лишь впо-

не должно особенно смущать то, что онѣ имѣютъ соцвѣтія, т. е. одинъ признакъ болѣе высокой ступени развитія. При томъ же сравнивать соцвѣтія казуаринъ съ соцвѣтіями сережкоцвѣтныхъ можно лишь при поверхностномъ взглядѣ на дѣло. Сережчатые соцвѣтія порядковъ *Fagales*, *Juglandales* и другихъ *Amentaceae* — явленіе весьма сложное, съ которымъ мы ближе познакомимся впоследствии; это б. ч. сложные дихазіи. Соцвѣтія казуаринъ свести къ дихазіямъ никакъ нельзя, и они скорѣе напоминаютъ намъ споровые колоски папоротникообразныхъ и аналогичные имъ органы низшихъ голо-сѣменныхъ, чѣмъ сложныя соцвѣтія сережкоцвѣтныхъ растений. Въ этомъ

отношеніи также искусственно филогенетически сближать

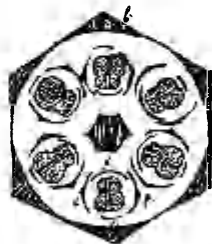


Рис. 132. Диаграмма одной мутовки мужского соцвѣтія *Casuarina equisetifolia* Forst.: *b* — верхушечные листья, *a* и *β* — прицвѣтники, расположенные по бокамъ медианной плоскости, p^1, p_1 — покроволисточки, расположенные медианно; по срединѣ четырехъгнѣздый пыльникъ тычинки (по Энглеру).

слѣдствіи при полномъ распусканіи цвѣтка. Тычиночная нить на концѣ б. и. м. раздвоенная и ясно четырехгнѣздный пыльникъ тоже раздвояется (см. рис. 134). На эту особенность въ строеніи тычинки я попрошу васъ обратить особое вниманіе, ибо въ послѣдствіи, при изложеніи ученія Веттштейна о происхожденіи цвѣтка покрытосѣменныхъ вообще, намъ придется вернуться къ этому вопросу; пока замѣчу лишь одно: такія раздвоенныя тычинки указываютъ либо на явленіе расщепленія первоначально простой тычинки (т. е. явленіе болѣе высшаго порядка), либо на происхожденіе такой раздвоенной одной тычинки изъ первоначально имѣвшихся двухъ путемъ срастанія. Мы встрѣтимся еще съ этими явленіями при разсмотрѣніи діаграммъ, наприм., нѣкоторыхъ се-режкоцвѣтныхъ растений. Важно замѣтить себѣ также четырехгнѣздность пыльника и то, что нить тычинки казуаринъ первоначально короткая; этотъ послѣдній признакъ указываетъ на первобытный характеръ тычинки, какъ это мы увидимъ также въ послѣдствіи. При распусканіи мужского цвѣтка тычиночная нить начинаетъ однако разрастаться, выталкиваетъ наверхъ прикрывающіе тычинку оба прицвѣтника (см. рис. 133, α и β) и затѣмъ сама нить сильно вытягивается передъ растрескиваніемъ пыльниковъ и высыпаніемъ пыльцы, въ чемъ выражается приспособленіе къ вѣтроопыляемости (см. рис. 131).



Рис. 134. Раздвоенная тычинка *Casuarina nodiflora* Forst. (по Poisson).



Рис. 133. Мужской цвѣтокъ *Casuarina equisetifolia* Forst., тычинка (α) котораго выталкиваетъ къверху оба прицвѣтника (α и β); у основанія тычинки (α) виденъ одинъ изъ покроволистиковъ (p) (по Энглеру).



Рис. 135. Женскій цвѣтокъ *Casuarina equisetifolia* Forst. (по Энглеру): α и β — прицвѣтники.

Женскій цвѣтокъ (рис. 135) голый, безъ покроволистиковъ. Завязь образована двумя медіанными плодолистиками,

изъ которыхъ задній безплодный (см. рис. 136), а передній пло-
долистикъ образуетъ 2, рѣдко 3 или 4 сѣмяпочки. Гнѣздъ
въ завязи два, но заднее гнѣздо безплодно, редуцировано, ино-
гда и совсѣмъ атрофировано. Изъ 2-хъ сѣмяпочекъ созрѣваетъ
окончательно лишь одна, другая (или другія) меньше и впо-
слѣдствіи атрофируются. Два очень длинныхъ нитевидныхъ
рыльца отлично приспособлены къ вѣтроопыляемости (см.
рис. 135), отчего все женское соцвѣтіе во время цвѣтенія
имѣетъ волосисто-кистевидный *habitus* (см. рис. 127, на стр. 130).



Рис. 136. Диаграмма жен-
скаго цвѣтка *Casuarina equi-
setifolia* Forst.: *b* — вер-
хушечный листъ, *a* и *β* —
прицвѣтники. Посрединѣ
разрѣзанная поперекъ за-
вязь; завязь эта двугнѣзд-
ная, но заднее гнѣздо пу-
стое, атрофированное; въ
переднемъ же гнѣздѣ двѣ
сѣмяпочки, изъ которыхъ
окончательно созрѣваетъ
въ сѣмя одна болѣе круп-
ная правая сѣмяпочка (по
Энглеру).

По бокамъ завязи (см. рис. 136) два
прицвѣтника (*a*, *β*) и затѣмъ въ медіан-
номъ положеніи верхушечный листъ
(*b*) (рис. 136). Плодь (рис. 129 на
стр. 130) орѣшекъ съ кожистымъ кры-
ловиднымъ отросткомъ (приспособле-
ніе къ разсѣмененію при помощи
вѣтра), заключенный въ одеревенѣ-
лыхъ, вскрывающихся двумя створ-
ками, плотно обнимающихъ его при-
цвѣтникахъ (*a*, *β*), отчего все соплодіе
нѣсколько напоминаетъ по первому
взгляду шишку нѣкоторыхъ голосѣ-
менныхъ. Сѣмяпочка съ двумя покро-
вами—признакъ, характеризующій од-
нопокровныя и свободнолепестныя дву-

дольныя и однодольныя, въ противоположность голосѣмен-
нымъ, у которыхъ сѣмяпочка съ однимъ покровомъ (такъ же,
какъ у большинства сростнолепестныхъ двудольныхъ). Обо-
лочка сѣмени сраслась съ околоплодникомъ. Сѣмя висячее,
безъ эндосперма. Зародышъ съ двумя крупными пло-
скими сѣмядолями, которыя при прорастаніи выступаютъ
надъ землей.

Разберемъ женскій цвѣтокъ съ филогенетической точки
зрѣнія. Если мужской цвѣтокъ казуаринъ носить характеръ
крайне примитивнаго однопокровнаго цвѣтка, и лишь явленія
расщепленія его единственной тычинки и атрофіи у нѣко-
торыхъ видовъ передняго покроволистика можетъ наводить на
мысль о томъ, что м. б. цвѣтокъ этотъ не примитивный, а
редуцированный, то въ строеніи женскаго цвѣтка есть
больше признаковъ, дающихъ возможность предполагать об-

разованіе его путемъ редукціи, а не примитивнаго устройства. У насъ нѣтъ рѣшительно никакихъ объективныхъ данныхъ считать, что беспокровность женскаго цвѣтка есть слѣдствіе редукціи покрова, что женскій цвѣтокъ *Casuarina* апохламидный, а не ахламидный. Но зато атрофія задняго гнѣзда завязи, заложеніе 2—4 сѣмяпочекъ и послѣдующая ихъ атрофія до одной лишь зрѣлой сѣмяпочки и одного зрѣлаго сѣмени (см. рис. 136), срастаніе покрова сѣмени съ околоплодникомъ, безбѣлковость сѣмени и двѣ выходящія при прорастаніи надъ землею крупныя сѣмядоли сѣмени — все это скорѣе признаки высокой организаціи, а не низкой, все это скорѣе можетъ говорить за предположеніе, что женскій цвѣтокъ *Casuarina* есть слѣдствіе редукціи, а не первоначальной простоты строенія; а если это такъ, то и полная его беспокровность можетъ быть слѣдствіемъ редукціи, апохламіи, а не ахламіи, какъ хочетъ въ данномъ случаѣ видѣть Энглеръ, а за нимъ и Веттштейнъ. Вѣдь въ мужскомъ цвѣткѣ *Casuarina* есть два покроволистика, и одинъ изъ нихъ (передній) иногда редуцируется; а у женскаго цвѣтка могли въ такомъ случаѣ и оба покроволистика редуцироваться.

Такимъ образомъ, на основаніи одной наружной морфологіи, окончательно убѣдиться въ примитивности цвѣтовъ *Casuarina* невозможно. Больше данныхъ, конечно, за примитивное устройство цвѣтовъ (и соцвѣтій) *Casuarina*, какъ доказываютъ это Энглеръ и Веттштейнъ, но строеніе женскаго цвѣтка очень и очень говоритъ намъ и за то, что, можетъ быть, цвѣты *Casuarina* производные, редуцированные, вслѣдствіе вторичнаго приспособленія къ вѣтроопыляемости, какъ думаетъ Hallier. Можетъ быть, въ женскомъ цвѣткѣ мы имѣемъ дѣло съ закономъ корреспондирующихъ стадій развитія. Можетъ быть, вслѣдствіе этого закона женскій цвѣтокъ *Casuarina* ушелъ дальше по пути развитія мужскаго, атрофировавшись изъ аналогичнаго мужскому однопокровнаго цвѣтка, приспособляясь къ лучшему вѣтровому опыленію и лучшему разносу сѣмянъ вѣтромъ, когда *Casuarina* ны сосредоточились въ тѣхъ ксерофитныхъ лѣсныхъ заросляхъ Австраліи, въ которыхъ приходится имъ нынѣ, на старости лѣтъ влечить свое существованіе.

Нѣтъ ли у *Casuarina* другихъ еще признаковъ въ ихъ строеніи, которые говорили бы за ихъ примитивное

строеніе, а не редуцированное? Оказывается есть, и есть не мало, какъ въ анатомическомъ ихъ строеніи, такъ въ особенностяхъ въ ихъ эмбриологій, и это то эмбриологическое развитіе, крайне оригинальное и интересное, главнымъ образомъ и ставитъ *Casuarina* въ совершенно особое положеніе среди остальныхъ цвѣтковыхъ растений.

Въ анатомическомъ строеніи казуаринъ мы должны отмѣтить прежде всего два (а не одинъ, какъ обыкновенно у двудольныхъ) круга сосудисто-волокнистыхъ пучковъ, чередующихся другъ съ другомъ (признакъ болѣе низкой организациі). Но затѣмъ мы видимъ рядъ анатомическихъ признаковъ, указывающихъ во всякомъ случаѣ на весьма полную приспособленность казуаринъ къ тому ксерофитному образу жизни, который онѣ нынѣ ведутъ. Въ сосудисто-волокнистыхъ пучкахъ мы видимъ здѣсь и трахеиды, и сосуды (признакъ высокой организациі), мы видимъ хорошо-развитую палисадную ткань въ стебляхъ, чередующуюся съ тканью склеренхимной, мы видимъ особые волоски въ ложбинкахъ стеблей, прикрывающіе глубоко погруженные устья и предохраняющіе растение отъ излишней транспираціи; но все это признаки приспособительные, а не организаціонные, указывающіе намъ на то, что въ нашу геологическую эпоху казуарины приобрѣли сложное анатомическое строеніе, приспособляясь къ ксерофитному образу жизни, который онѣ теперь ведутъ. Филогенетическаго значенія анатомическіе признаки эти въ большинствѣ случаевъ имѣть не могутъ, ибо и типы архаическіе, приспособляясь къ новымъ условіямъ существованія, могутъ выработать въ себѣ новые совершенные приспособительные признаки, въ особенности въ анатомическомъ своемъ строеніи. Тутъ тоже можетъ выступить на сцену законъ корреспондирующихъ стадій развитія.

Но у казуаринъ есть одинъ анатомическій признакъ, имѣющій для насъ важное филогенетическое значеніе — это именно строеніе ихъ дыхательныхъ устьицъ. По изслѣдованіямъ Порша, среди всѣхъ покрытосѣменныхъ только сем. *Casuarinaceae* имѣетъ особый типъ дыхательныхъ устьицъ, сближающій ихъ съ голосѣменными (въ частности съ хвойными), а не съ остальными покрытосѣменными растеніями. Голосѣменный типъ устьицъ *Casuarina*, правда, нѣсколько болѣе совершенный, но во всякомъ случаѣ онъ не только

рѣзко отличается отъ типа дыхательныхъ устьицъ покрытосѣменныхъ, но имѣетъ даже скорѣе отдаленную аналогію съ устьицами хвощей. Эти факты Поршъ иначе не объясняетъ, какъ тѣснымъ филогенетическимъ родствомъ этого семейства съ голосѣменными.

Самое однако замѣчательное въ строеніи казуаринъ — это устройство сѣмяпочки и зародышевого мѣшка и способъ оплодотворенія. Треубъ былъ первый, который, изучая развитіе казуаринъ, натолкнулся на замѣчательное явленіе халазогаміи у казуаринъ, т. е. на то, что пыльцевая трубочка проникаетъ при оплодотвореніи сѣмяпочки казуарины не черезъ сѣмявходъ, а черезъ халазу (см. рис. 137, *p*) и оплодотворяетъ вмѣсто яйца яйцевого аппарата одну изъ клѣтокъ антиподныхъ. Впрочемъ, самого акта оплодотворенія у казуаринъ Треубу не удалось наблюдать. Это явленіе халазогаміи сильно поразило Треуба; въ этомъ новомъ явленіи Треубъ увидѣлъ признакъ весьма примитивнаго строенія, ибо, какъ онъ выражается, при переходѣ отъ голосѣменности къ покрытосѣменности, когда пыльца стала впервые улавливаться плодолистиками, а не сѣмяпочкой, пыльцевая трубочка не могла сразу найти дорогу къ сѣмявходу (*m*) сѣмяпочки и искала его окольнымъ путемъ черезъ халазу, пока не научилась слѣдовать и у покрытосѣменныхъ болѣе прямымъ и естественнымъ путемъ; Треубъ не задумался раздѣлить всѣ покрытосѣменные на два класса: первый классъ, болѣе древнія растения — халазогамныя, куда относится одно лишь маленькое сем. *Casuarinaceae* съ 25 видами рода *Casuarina*, и второй классъ — порогамныя, куда относятся всѣ однодольныя и двудольныя растенія. Это новое дѣленіе цвѣтковыхъ растений на два класса — халазогамныя и порогамныя или акрогамныя, было, послѣ открытія Треубомъ халазогаміи у казуаринъ, сейчасъ же принято Энглеромъ и введено въ его естественную систему. Но не долго просуществовали въ естественной системѣ эти два класса. Вскорѣ послѣ открытія Треубомъ халазогаміи у казуаринъ, то же самое явленіе открываетъ Навашинъ у обыкновенной березы (см. рис. 138, *pt*). Такъ какъ береза принадлежитъ къ сережкоцвѣтнымъ растеніямъ, и такъ какъ старинные систематики склонны были и казуарины относить къ сережкоцвѣтнымъ, то явилась

мысль, что, можетъ быть, классъ халазогамныхъ гораздо крупнѣе, чѣмъ думали Треубъ и Энглеръ, и что и другія родственныя семейства относятся къ халазогамнымъ, а

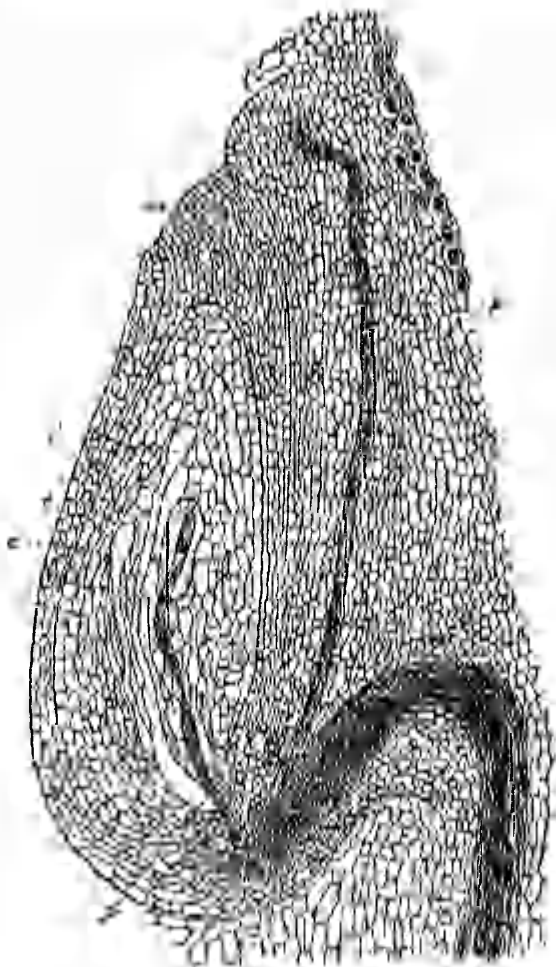


Рис. 137. Халазогамія (апорогоамія) *Casuarina suberosa*. Продольный разрѣзъ сѣмяпочки: *p, p* — пыльцевая трубочка, *m* — сѣмявходъ или микропиле, *e*—зародышевый мѣшокъ, *e', e'*—добавочные зародышевые мѣшки, вытягивающіеся въ трубки; увеличено въ 120 разъ (по Треубу).

не къ порогамнымъ. Рядъ блестящихъ работъ главнымъ образомъ Навашина, отчасти другихъ ученыхъ, показалъ однако, что хотя халазогамія и распространена шире въ растительномъ царствѣ, чѣмъ думали раньше, но это явленіе

не может имѣть рѣшающаго значенія при подраздѣленіи всѣхъ покрытосѣменныхъ на два класса — халазогамныхъ и порогамныхъ; во-первыхъ, среди близкихъ семействъ имѣются представители того и другого типа оплодотворенія; во-вторыхъ, сама халазогамія, какъ показали изслѣдованія Навашина, проявляется у разныхъ растеній на разныхъ ступеняхъ развитія, представляя постепенный переходъ къ порогаміи. Объ этихъ постепенныхъ переходахъ отъ халазогаміи къ порогаміи съ филогенетической точки зрѣнія я скажу впоследствии подробнѣе, теперь же укажу лишь на то, что халазогамія (или точнѣе говоря эндотропный ростъ пыльцевой трубочки) установлена нынѣ у слѣдующихъ семействъ низшихъ двудольныхъ растеній: у *Casuarinaceae*, *Juglandaceae*, *Betulaceae*, *Ulmaceae*; очень близкое морфологически къ *Juglandaceae* сем. *Myricaceae* однако порогамно.

Fagaceae, принадлежащее къ одному порядку *Fagales* съ *Betulaceae* — порогамно; мы не увѣрены даже, что всѣ представители сем. *Juglandaceae* халазогамны; можетъ быть, нѣкоторые изъ нихъ и порогамны. Такимъ образомъ рѣшающимъ момен-

томъ для подраздѣленія покрытосѣменныхъ на два класса — халазогамныхъ и порогамныхъ — явленіе халазогаміи никоимъ образомъ не можетъ имѣть, и Энглеръ, насколько успѣшно, послѣ открытія Треуба, принялъ въ своей системѣ это подраздѣленіе, настолько же быстро и отказался отъ него, послѣ изслѣдованій Навашина. Но, не имѣя столь крупнаго таксономическаго значенія, само по себѣ явленіе халазогаміи весьма замѣчательно и, повидимому, дѣйствительно указываетъ на болѣе примитивный характеръ растеній, обладающихъ этимъ страннымъ способомъ оплодотворенія.

Казуарины удивили насъ однако не одной своей хала-

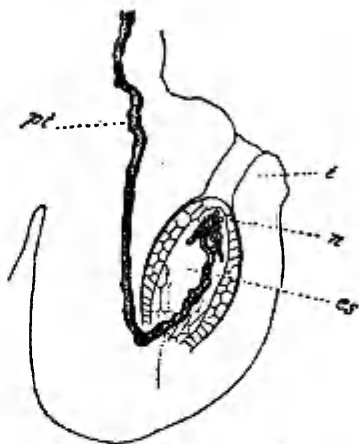


Рис. 138. Халазогамія (апорогамія) у обыкновенной березы (*Betula alba*): пыльцевая трубочка (pt) проникаетъ въ сѣмяпочку черезъ халазу (chalaza); es — зародышевый мѣшокъ, i — покровъ или интегументъ сѣмяпочки, n — ее nucellus; увеличено въ 150 разъ (по Навашину).

зогаміей. Эти курьезныя растенія, эти выродки растительнаго царства доставили намъ еще и другіе сюрпризы.

Треубъ открылъ у казуаринъ въ сѣмяпочкахъ не одинъ, а нѣсколько зародышевыхъ мѣшковъ (до 20) (см. рис. 137, *e*, *e*¹, *e*¹). Не только ни у одного покрытосѣменнаго до Треуба не было извѣстно это явленіе; оно не было констатировано ни у одного голосѣменнаго. А это уже признакъ несомнѣнно филогенетически весьма старый, и вотъ почему: мы знаемъ, что сѣмяпочка есть макроспороангій, а зародышевый мѣшокъ есть макроспора; у разноспоровыхъ папоротникообразныхъ макроспороангій (см. рис. 139) развивается такъ же, какъ микроспороангій (см. рис. 140), т. е. въ немъ образуется стѣнка спороангія, слой выстилающихъ клѣтокъ (*t*) (тапетъ) и ткань археспорія, изъ кото-

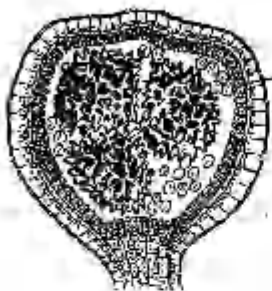


Рис. 139. Вдоль разрѣзанный макроспороангій *Selaginella inaequalifolia*, съ четырьмя макроспорами (видны три макроспоры, четвертая макроспора не попала въ плоскость рисунка); *t* — выстилающая или таблитчатая клѣтки (tapetum) (по Саксу).

рой путемъ четвертованія получаютъ макроспоры. У однихъ разноспоровыхъ папоротникообразныхъ въ макроспороангій оказывается въ готовомъ видѣ нѣсколько макроспоръ (см. рис. 139), у другихъ образуется въ концѣ концовъ всего одна макроспора, причемъ сестринскія клѣтки этой макроспоры, полученныя при процессѣ четвертованія клѣтокъ археспорія, и другія клѣтки археспорія вытѣсняются этой единственной развивающейся въ концѣ концовъ въ макроспороангій макроспорой. У всѣхъ голосѣменныхъ и у всѣхъ покрытосѣменныхъ, до изслѣдовавша Треубомъ казуаринъ, было извѣстно, что въ сѣмяпочкѣ (т. е. макроспороангій) развивается всего одна макроспора или зародышевый мѣшокъ. И вотъ у казуаринъ Треубъ находитъ нѣсколько и даже много (до 20) заро-

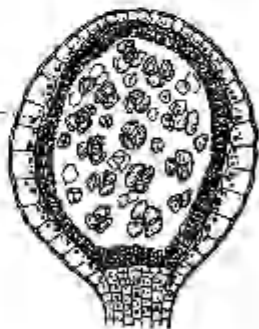


Рис. 140. Вдоль разрѣзанный микроспороангій *Selaginella inaequalifolia*: *t* — выстилающая или таблитчатая клѣтки (tapetum) (по Саксу).

дышевыхъ мѣшковъ въ сѣмяпочкѣ! Казуарины въ этомъ отношеніи не только простѣйшія покрытосѣменные, онѣ ниже голосѣменныхъ, ниже многихъ разноспоровыхъ папоротникообразныхъ!'). Это открытіе съ филогенетической точки зрѣнія важнѣе открытія халазогаміи у тѣхъ же казуаринъ.

Изучая далѣе развитіе зародышевыхъ мѣшковъ казуаринъ, Треубъ находитъ, что явленія до и послѣ оплодотворенія у нихъ происходятъ, повидимому, иначе, чѣмъ у покрытосѣменныхъ, приближаясь къ типу голосѣменныхъ, ибо эндоспермъ развивается у нихъ частью до оплодотворенія, какъ у послѣднихъ.

Наконецъ, самое развитіе многочисленныхъ зародышевыхъ мѣшковъ въ сѣмяпочкѣ протекаетъ у казуаринъ такъ, что въ этомъ отношеніи ихъ филогенію можно вести еще ниже, чуть ли не до печѣночныхъ мховъ.

Поразительныя открытія Треуба заставили окончательно смотрѣть на казуаринъ, какъ на типъ чрезвычайной архаичности.

Изслѣдованія Треуба повторены были надъ казуаринами двѣнадцать лѣтъ спустя Гуге. Этотъ ученый, вооруженный новѣйшими методами микроскопической техники, значительно расширилъ изслѣдованія Треуба. Во-первыхъ, ему удалось видѣть актъ оплодотворенія казуаринъ, чего Треубъ не видалъ, и доказать, что развитіе зародышевого мѣшка у казуаринъ происходитъ совершенно по тому же шаблону, какъ и у другихъ покрытосѣменныхъ. До оплодотворенія у казуаринъ эндоспермъ не образуется; эти наблюденія Треуба оказались ошибочными. Въ зародышевомъ мѣшкѣ образуется яйцевой аппаратъ изъ яйца и двухъ синергидъ, на другомъ полюсѣ имѣется три антиподныхъ клѣтки, а два полярныхъ ядра образуютъ вторичное ядро зародышевого мѣшка; явленіе двойного оплодотворенія то же, что и у другихъ покрытосѣменныхъ.

Если мы станемъ на точку зрѣнія Порша, что антиподы тоже представляютъ редуцированный архегоній, какъ и яйцевой аппаратъ зародышевого мѣшка, о чемъ я вамъ говорилъ на прошлой лекціи, то, согласно изслѣдованіямъ

1) Не блестящій ли это примѣръ закона корреспондирующихъ стадій развитія?!

Груе, не такъ трудно объяснить себѣ и явленіе халазогаміи, ибо въ концѣ концовъ вѣдь безразлично, какой изъ этихъ двухъ архегоніевъ будетъ оплодотворенъ генеративнымъ ядромъ пыльцевой трубочки. У большинства покрытосѣменныхъ пыльцевая трубочка проникаетъ черезъ сѣмявходъ, и оплодотворяется архегоній, лежащій у сѣмявхода, т. е. яйцо яйцевого аппарата. Если же пыльцевая трубочка достигаетъ зародышевого мѣшка сѣмяпочки съ другого конца, со стороны антиподъ, то оплодотворенію подвергается одна изъ клѣтокъ антиподъ, т. е. другой, противоположно лежащій архегоній.

Развитіе зародышевыхъ мѣшковъ въ сѣмяпочкѣ казуаринъ происходитъ, по Треубу и Груе, слѣдующимъ образомъ. Въ нуцеллусѣ (ядрѣ) сѣмяпочки возникаетъ массивная спорогенная ткань, причемъ многія субэпидермальныя клѣточки нуцеллуса дѣлятся трансверзальными перегородками и вслѣдствіе сего глубже погружаются въ ткань нуцеллуса и отдѣляются отъ остальной его ткани въ видѣ рѣзко обособленной многоклѣтной спорогенной ткани. Среди этихъ многочисленныхъ спорогенныхъ клѣтокъ однѣ функционируютъ далѣе, какъ матерныя клѣтки будущихъ макроспоръ, происходящихъ изъ нихъ путемъ четвертованія; другія, по наблюденію Треуба, опровергаемому однако изслѣдованіями Груе, остаются маленькими и рано или поздно резорбируются; третьи, наконецъ, у нѣкоторыхъ видовъ казуаринъ метаморфозируются въ трахеиды, напоминающія элатеры въ спорогоніяхъ печѣночныхъ мховъ. Такимъ образомъ спорогенная ткань сѣмяпочекъ казуаринъ развивается по типу папоротникообразныхъ, а нѣкоторыми чертами развитія (образованіемъ трахеидъ, аналогичныхъ элатерамъ печѣночныхъ мховъ) филогенетически нисходитъ еще глубже въ систему, находя отголоски у простѣйшихъ архегоніатныхъ растений. Во всякомъ случаѣ объемистую спорогенную ткань казуаринъ можно сравнить лишь съ аналогичной тканью въ сѣмяпочкахъ цикадовыхъ и нѣкоторыхъ хвойныхъ, а ея рѣзкое отграниченіе отъ остальной ткани сѣмяпочки и внутренняя дифференцировка на два или на три элемента находитъ себѣ аналогію лишь у тайнобрачныхъ растений (папоротникообразныхъ и мховъ).

Новѣйшія изслѣдованія покрытосѣменныхъ показали, од-

нако, что и въ этомъ отношеніи, какъ и въ отношеніи халазогаміи, казуарины не стоятъ совершенно обособлено въ системѣ. Миссъ Вепсон нашла многоклѣтную археспоріальную ткань въ сѣмяпочкахъ *Fagus*, *Castanea*, *Corylus* и *Carpinus*, Сопгад констатировалъ таковую у *Quercus*, Карстенъ — у *Juglans* и Chamberlain — у *Salix* и *Populus* (хотя и въ болѣе слабой степени развитія). Такимъ образомъ многоклѣтный археспорій, равно какъ и халазогамія свойственны не однѣмъ казуаринамъ, но и другимъ растеніямъ, объединяемымъ подъ общимъ именемъ *Amentaceae* (сережкоцвѣтныя растенія) и принимаемымъ многими систематиками за первоначальные, исходные типы покрытосѣменныхъ растеній. Но и это явленіе, какъ и халазогамія, не обязательно всѣмъ низшимъ однопокровнымъ растеніямъ. Какъ, наприм., въ порядкѣ *Fagales* сем. *Betulaceae* халазогамно, а близко родственное ему сем. *Fagaceae* порогамно, такъ, наоборотъ, представители сем. *Fagaceae* имѣютъ многоклѣтный археспорій, а *Betula* и *Alnus* имѣютъ всего одну археспоріальную клѣтку, какъ огромное большинство цвѣтковыхъ растеній. Съ другой стороны многоклѣтный археспорій найденъ нынѣ у нѣкоторыхъ (но далеко не у всѣхъ) представителей сем. *Ranunculaceae* и *Rosaceae* (наприм., у *Alchemilla* — см. рис. 141), и даже въ такихъ высокоорганизованныхъ семействахъ, какъ *Asclepiadaceae*, *Rubiaceae* и даже у нѣкоторыхъ *Compositae*, т. е. въ семействѣ, которое ставится почти всѣми современными систематиками въ концѣ естественной системы, какъ растительный типъ, наиболѣе высоко организованный.

Изъ всего вышесказаннаго ясно, что казуарины сохранили въ своей организаціи еще очень и очень много примитивныхъ признаковъ, какъ въ наружномъ морфологическомъ строеніи, такъ въ анатомическомъ, и въ особенности въ исторіи развитія сѣмяпочекъ. Но наряду съ архаическими признаками, казуарины проявляютъ и признаки болѣе высокой организаціи (сосуды въ сосудисто-волокнистыхъ пучкахъ, нормальное, свойственное покрытосѣменнымъ и отсутствующее у голосѣменныхъ строеніе зародышеваго мѣшка и двойное оплодотвореніе и др. признаки). Онѣ вмѣстѣ съ тѣмъ обнаруживаютъ въ анатомическомъ строеніи и въ строеніи въ особенности женскихъ цвѣтовъ, плодовъ и сѣмянъ высокую степень приспособленности къ ксерофитному образу жизни,

къ опыленію при помощи вѣтра, къ распространенію сѣмянъ при помощи того же вѣтра. Все это стоитъ въ тѣсномъ отношеніи съ ихъ своеобразнымъ образомъ жизни среди ксерофитныхъ формаций Австрали и Индо-Малайскаго побережья.

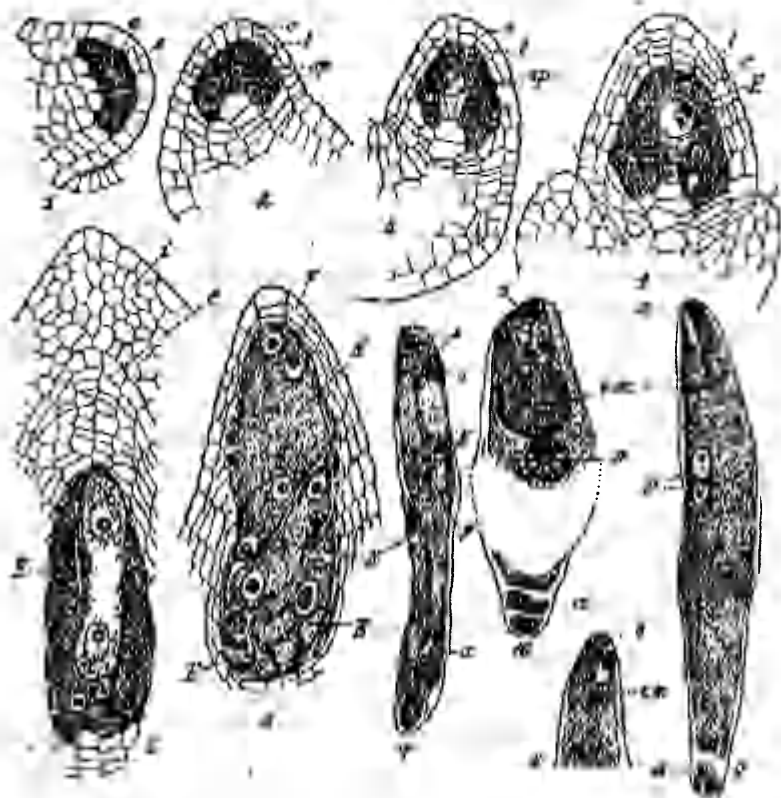


Рис. 141. Развитие сѣмяпочки, зародышевого мѣшка и зародыша у *Alchemilla*. Фиг. 1—5: развитие зародышевого мѣшка; *e* — кожица, изъ которой развивается оболочка, *a* — археспорій, *t* — tapetum, *sp* — спорообразующая клѣточка, *E* — зародышевый мѣшокъ, *i* — integumentum. Фиг. 6. Nucellus съ 4 (ненормальными) зачатками зародышевыхъ мѣшковъ (*E*). Фиг. 7. Нормальный и (слѣва) сморщившійся зародышевые мѣшки; *o* — яйцеклѣтка, *s* — синергиды, *a* — антиподы, *p* — полярныя ядра. Фиг. 8—10. Зародышевый мѣшокъ съ зачаткомъ зародыша (*em*). Фиг. 1—6 увел. 480, 7—10 увел. 290 (по Мурбеку).

Мнѣ кажется, что, несомнѣнно, казуарины въ общемъ типъ очень древній, филогенетически близкии не только къ голосѣмнымъ, но даже къ папоротникообразнымъ, и, пожалуй, ихъ внѣшнее сходство съ хвощами не есть только

случайное габитуальное явление, а имѣеть болѣе глубокія филогенетическія причины.

Но гдѣ же въ системѣ поставимъ мы сем. *Casuarinaceae*? Выдѣлять ихъ въ особый классъ халазогамныхъ покрытосѣменныхъ растений, какъ предлагалъ Треубъ, и одно время думалъ было Энглеръ, дѣйствительно, нѣтъ основаній послѣ всего вышеизложеннаго.

Мы видѣли уже въ началѣ лекцій, что Энглеръ и Веттштейнъ ставятъ сем. *Casuarinaceae* въ самомъ началѣ системы двудольныхъ, выдѣляя ихъ въ особый порядокъ *Verticillatae*, исключительно состоящій изъ этого небольшого семейства. При этомъ Энглеръ считаетъ, что порядокъ *Verticillatae* занимаетъ очень обособленное мѣсто въ системѣ и въ сущности филогенетически не связывается съ другими типами двудольныхъ растений, а Веттштейнъ изъ порядка *Verticillatae* непосредственно выводитъ филогенетически порядки *Fagales*, *Myricales* и *Juglandales*. На морфологическую близость этихъ трехъ порядковъ съ сем. *Casuarinaceae* я указывалъ уже неоднократно сегодня, но, мнѣ кажется, что Энглеръ болѣе правъ, считая *Casuarinaceae* за типъ древнѣйшій и совершенно особнякомъ стоящій въ системѣ. Энглеръ не находитъ возможнымъ, при всей древности его, выводить типъ *Casuarinaceae* изъ какого-либо нынѣ извѣстнаго и нынѣ живущаго типа голосѣменныхъ и считаетъ нѣкоторое внѣшнее сходство *Casuarinaceae* съ родомъ *Ephedra* изъ голосѣменныхъ лишь проявленіемъ случайнымъ, не имѣющимъ серьезнаго филогенетическаго значенія, какъ нельзя, конечно, прямо выводить *Casuarinaceae* отъ хвощей, несмотря на ихъ внѣшнее сходство и нѣкоторыя болѣе глубокія папоротникообразныя особенности строенія казуаринъ. Наоборотъ, Веттштейнъ прямо выводитъ типъ казуарины изъ типа эфедры (конечно, не современныя казуарины отъ современныхъ эфедръ). Чтобы ближе познакомиться съ этимъ взглядомъ Веттштейна и сумѣть отнестись къ нему критически, намъ надо прежде всего ближе изучить эфедры и вообще высшій типъ голосѣменныхъ — *Gnetaceae*. Это мы сдѣлаемъ на будущей лекціи, теперь же, въ заключеніе, я укажу на совершенно особый взглядъ, проводимый Hallier относительно положенія въ системѣ и филогенетической связи сем. *Casuarinaceae*. Hallier объединяетъ *Quercineae*, *Myricaceae*, *Coryleae*, *Casua-*

rineae и *Betulaceae* подъ общимъ именемъ *Amentaceae* и, въ противоположность Энглеру и Веттштейну, считаетъ, что порядокъ *Amentaceae* никоимъ образомъ не есть переходная ступень между голосѣмными и покрытосѣмными. По Hallier, *Amentaceae*, вмѣстѣ съ нѣкоторыми другими типами на взглядъ простѣйшихъ покрытосѣмныхъ растеній (какъ *Aceraceae*, *Urticaceae* и др.), на самомъ дѣлѣ не примитивныя формы, а вторичныя, сильно редуцированныя производныя типа *Terebinthaceae*. Къ взгляду Hallier мы можемъ вернуться и критически къ нему отнестись лишь современемъ, послѣ болѣе близкаго знакомства вообще съ низшими типами покрытосѣмныхъ растеній, которыя я объединяю подъ общимъ именемъ — *Protoanthophytae*. Объ этомъ рѣчь будетъ, однако, впослѣдствіи.

Лекція восьмая.

Эфедра, вельвичія и гнетумъ — Gnetales.

На югѣ Россіи, въ степяхъ Саратовской и Самарской губ., по каменистымъ и песчанымъ мѣстамъ нерѣдко встрѣчается маленькій, свѣтло-зеленый, сильно вѣтвистый, почти безлистный кустарничекъ, вышиною не болѣе 10—30 см., усаженный въ концѣ лѣта многочисленными мясистыми, похожими на ягоду красными плодами и извѣстный въ просто-народіи подъ именемъ кузмичева трава; трава эта собирается тамъ крестьянами съ лѣчебными цѣлями. Кустарничекъ этотъ (см. рис. 142 и 143) на первый взглядъ, подобно разсмотрѣннымъ нами прошлый разъ казуаринамъ, ходитъ на хвощи; вѣтви его членистыя, тонко вдоль бороздчатые, немного шероховатые. У основанія члениковъ или междоузлій находится пара мелкихъ, перепончатыхъ, чешуевидныхъ листочковъ, сросшихся внизу въ небольшія влагаллица, почти утерявшихъ способность къ фотосинтезу и транспираціи и передавшихъ эти свои функціи зеленымъ членистымъ междоузліямъ, которыя не только этими физиологическими функціями своими походятъ на листья, но и тѣмъ, что осенью, будучи весьма ломкими, они легко отпадаютъ отъ болѣе старыхъ стеблей и вѣтвей, а весною замѣняются новыми свѣжими зелеными цилиндрическими членистыми вѣточками. Происходитъ, слѣдовательно, осенью своего рода стеблепадъ, аналогичный листопаду другихъ растений. Растеньице это, называемое по латыни *Ephedra vulgaris* Rich., распространено не только въ Саратовской и Самарской губ. Оно встрѣчается вездѣ на югѣ Россіи, особенно обильно по

морскому берегу, на сѣверъ заходя до Подольской, Орловской, Пензенской, Казанской губ., растеть въ Крыму, на Кавказѣ, въ Закасп. обл., встрѣчается вездѣ въ южной Европѣ,

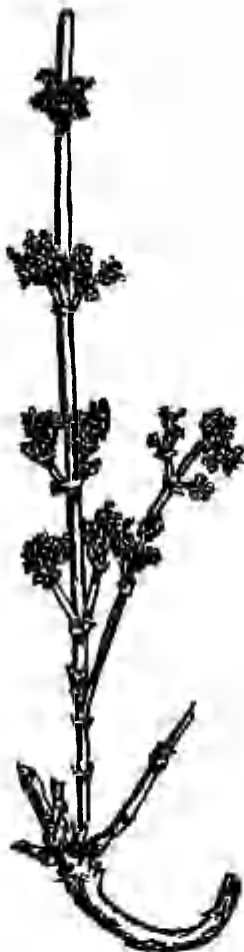


Рис. 142. Вѣтка мужского экземпляра *Ephedra* (по Le Maout и Decaisne).

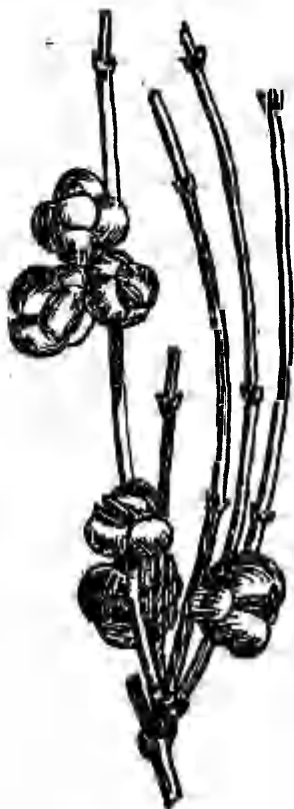


Рис. 143. Вѣтка женского экземпляра *Ephedra* (по Le Maout и Decaisne).

сѣв. Африкѣ, въ зап. Азии до Гималая и зап. Тибета, въ Туркестанѣ, въ Киргизскихъ степяхъ и вообще въ южной Сибири, спорадически встрѣчаясь въ Сибири даже у Якутска. На Кавказѣ, по голымъ скаламъ растеть другой видъ этого рода, болѣе крупныхъ размѣровъ, съ прямыми темнозелеными вѣточками и сургучно-красными или оранжевыми ягодообразными плодами, называемый *Ephedra Nebrodensis* Tin.

и имѣющій тоже широкое географическое распространение по южной Европѣ, сѣв. Африкѣ и зап. Азии (въ Малой Азии, Перси, Туркестанѣ, Джунгаріи, Авганистанѣ).

Если бы подъ конецъ лѣта не ярко-красные сочные плоды, которые, какъ капли запекшейся крови или застывшаго сургуча, обильно покрываютъ сильно вѣтвистый, точно щетка, кустарничекъ этотъ, то его по первому взгляду можно

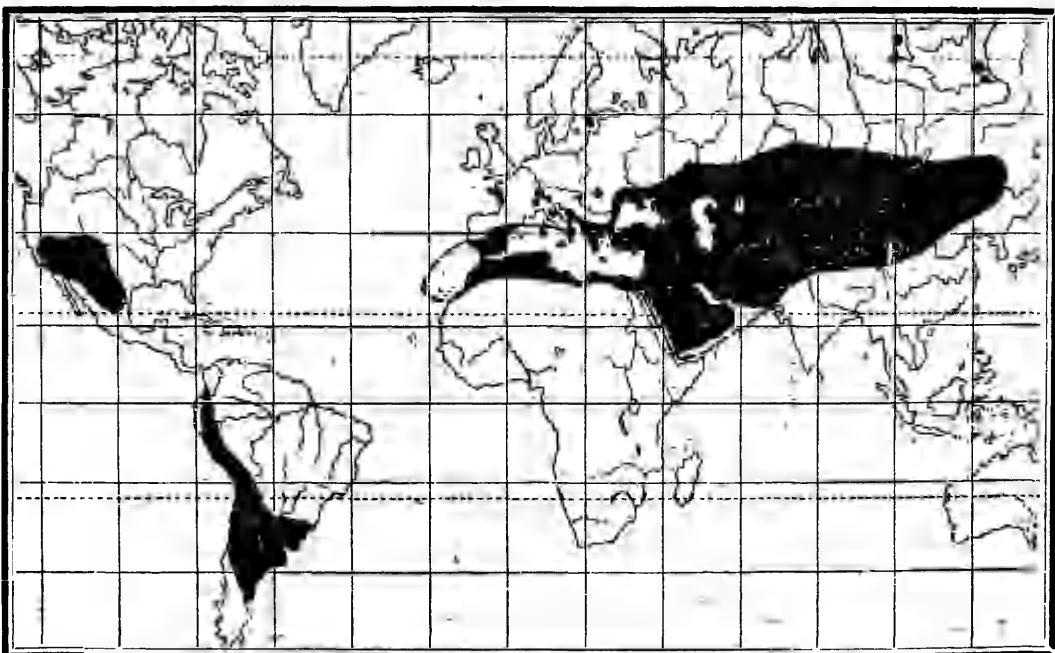


Рис. 144. Карта географическаго распространія рода *Ephedra* по земному шару (по Stapf).

было бы принять либо за хвощъ, либо за знакомыя уже намъ казуарины. А между тѣмъ эфедра или хвойникъ принадлежитъ совершенно къ особой группѣ растений; это голосѣменное растение, и при томъ принадлежащее къ самому высшему классу голосѣменныхъ — къ классу *Gnetales*, замѣчательному тѣмъ, что растенія, входящія въ составъ этого класса, имѣютъ удивительное сочетаніе признаковъ голосѣменныхъ и покрытосѣменныхъ растений и такимъ образомъ занимаютъ въ системѣ промежуточное мѣсто между типичными голосѣменными и настоящими цвѣтковыми растеніями. Они поэтому должны насъ особенно заинтересовать,

такъ какъ, изучая ихъ, мы м. б. можемъ приблизиться къ рѣшенію вопроса о происхожденіи цвѣтковыхъ растеній.

По Энглеру, классъ *Gnetales* состоитъ изъ одного всего небольшого сем. *Gnetaceae*, въ составъ котораго входятъ только три рода. Родъ *Ephedra*, заключающій въ себѣ 30 видовъ, распространенныхъ въ тепломъ климатѣ умѣренной зоны земного шара, главнымъ образомъ по степямъ и въ горахъ, и имѣющихъ три разрозненныхъ ареала географиче-



Рис. 145. *Gnetum latifolium* Bl.: А — вѣтвь съ мужскими цвѣтами наверху; В — вѣтвь съ женскими соцвѣтіями (по Rumphia, tab. 174).

скаго распространения: одни виды рода *Ephedra* свойственны средиземноморской области и западной и центральной Азій, до Алтая, Гималая и горъ западнаго Китая; другіе виды его распространены въ горахъ Америки, начиная съ Техаса и Калифорніи на сѣверѣ и кончая Аргентиной и Чили въ Южной Америкѣ (см. рис. 144). Это — безлистные сильно вѣтвистые кустарники или кустарнички, напоминающе общимъ габитусомъ своимъ хвощи и достигающе иногда высоты до 8 метровъ. Другой родъ разсматриваемаго сем. — *Gnetum* (см.

рис. 145), на первый взглядъ совершенно не похожъ на *Ephedra*. Это б. ч. вьющаяся лианы или рѣже прямостоячіе кустарники и деревья съ широкими, плоскими, кожистыми, зелеными, супротивными, перистонервными листьями (А), встрѣчающіеся въ количествѣ 20 видовъ подъ тропиками въ Азии и Америкѣ. Въ Африкѣ и съ острововъ Тихаго океана извѣстно всего по одному виду этого рода. Но самымъ оригинальнымъ растеніемъ сем. *Gnetaceae* является третій родъ его, представленный единственнымъ видомъ, названнымъ Гукеромъ, въ честь открывшаго его путешественника и ботаника Вельвича, *Welwitschia mirabilis* Hook. f. Впрочемъ,



Рис. 146. Вельвичія въ каменистой пустынѣ, на югѣ Африки.

болѣе правильное, согласно законамъ номенклатуры, название его будетъ *Tumboa Bainesii* Hook. f., ибо Вельвичъ, открывшій въ 1860 году это растеніе въ каменистыхъ пустыняхъ юго-западной тропической Африки, описалъ его въ 1861 году подъ именемъ *Tumboa*, а Гукеръ далъ ему наименование *Welwitschia mirabilis* только два года спустя, въ 1863 году. Мы будемъ его однако называть послѣднимъ именемъ, такъ какъ подъ этимъ именемъ растеніе это болѣе извѣстно, а по своему своеобразному внѣшнему виду и замѣчательнымъ особенностямъ своего строения оно дѣйствительно вполне заслуживаетъ названія *mirabilis*. Среди го-

лыхъ каменистыхъ безводныхъ пустынь южной Африки, гдѣ цѣлыми мѣсяцами не выпадаетъ ни капли дождя, можно найти это удивительное растеніе (см. рис. 146), похожее на колоссальную рѣдьку или рѣпу (см. рис. 147), верхняя часть которой представляетъ лишь подсѣмядольное колѣно растенія, имѣющее въ окружности до 4 метровъ и большей своей частью глубоко погруженное въ сухую каменистую почву пустыни. Надземная часть этой колоссальной рѣпы или рѣдьки б. и. м. двулопастная и походить на пень или на огромный каравай хлѣба, съ твердой растрескавшейся, какъ бы хорошо

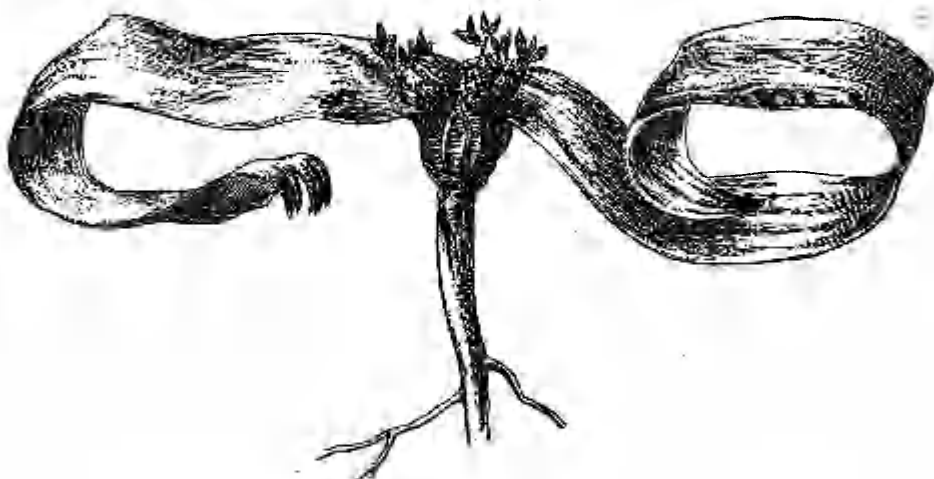


Рис. 147. *Welwitschia mirabilis* Hook. f. Молодое цвѣтущее растеніе въ $\frac{1}{10}$ натуральной величины (по Эйхлеру).

пропеченой коркой (см. рис. 147); по формѣ эту часть можно сравнить также съ сѣдломъ. По обѣимъ сторонамъ такого сѣдла тянутся по раскаленной почвѣ пустыни два большихъ, очень длинныхъ, до 3 метровъ длины, кожистыхъ, на концѣ надорванныхъ или до самого основанія разорванныхъ листа, точно два длинныхъ и широкихъ ремня, и эти два листа, растущие своими основаниями, представляютъ единственные на всю жизнь листовые органы растенія, сохраняющіеся на немъ въ течение всей его долготѣйшей жизни, постепенно отмирающе на свободныхъ разорванныхъ своихъ концахъ и нарастающе все далѣе и далѣе у своего основанія. *Welwitschia mirabilis* — растеніе многолѣтнее; встрѣчаются экзем-

пляры, которымъ можно опредѣлить возрастъ въ сто лѣтъ, и въ теченіе этихъ ста лѣтъ растеніе все время обходилось только этими двумя кожистыми, плоскими, ремневидными листьями. Сначала полагали даже, что это не настоящіе листья, а сѣмядоли вельвичіи, и что другихъ листьевъ вельвичія совсѣмъ не образуетъ; однако, болѣе точныя изслѣдованія показали, что при прорастаніи сѣмянъ вельвичіи (см. рис. 148), изъ сѣмени сначала выходятъ двѣ сѣмядоли (с), а потомъ крестъ на-крестъ съ ними развиваются и эти два первыхъ листа (b), сохраняющіеся затѣмъ на всю жизнь. Такимъ образомъ, верхняя надземная часть рѣдковиднаго стеблевого органа вельвичіи есть не только подсѣмядольное, но и первое надсѣмядольное колѣно растенія.

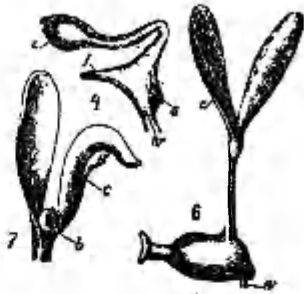


Рис. 148. *Welwitschia mirabilis*: 4 — зародышъ сѣмени съ ножкою (f), сѣмядолями (с), корешкомъ (w) и остаткомъ подвѣска (s); 6 — проростокъ, w — корешокъ, с — сѣмядоли; 7 — верхушка проростка съ сѣмядолями (с) и съ зачатками обоихъ листьевъ (b) (по Bower'y).

Какъ ни различаются по внѣшнему своему виду 3 рода сем. *Gnetaceae*, они однако же имѣютъ много общаго въ строеніи своихъ мелкихъ невзрачныхъ цвѣточковъ, въ образованіи плодовъ и сѣмянъ, въ исторіи развитія зародышевого мѣшка и зародыша, а потому объединеніе ихъ въ одно семейство вполне законно. Впрочемъ, нѣкоторые систематики, наприм., Веттштейнъ и Лотси,



Рис. 149. Женскій цвѣтокъ *Gnetum*. Увелич.: p — плодолистикъ или покроволистикъ, i — интегументъ (по Бл у м е).

дѣлятъ классъ *Gnetales* на три отдѣльныхъ семейства, относя каждый изъ трехъ описанныхъ родовъ въ отдѣльное семейство. Общія признаки всѣхъ *Gnetales* слѣдующіе: это растенія голосѣменные, но стоящія совершенно особнякомъ въ системѣ среди остальныхъ голосѣменныхъ и имѣющія нѣкоторые признаки, свойственные уже растеніямъ покрытосѣменнымъ; таково — присутствіе настоящихъ сосудовъ во вторичной древесинѣ ихъ сосудисто-волокнистыхъ пучковъ, присутствіе ясно выраженнаго околоцвѣтника въ мужскихъ цвѣткахъ и околоцвѣтника или замкнутыхъ плодолистиковъ (см. рис. 149, p), образующихъ подобіе завязи, въ цвѣткахъ женскихъ.

Сѣмяпочка и сѣмя растений этихъ совершенно заключены въ этихъ плодолистикахъ или покроволистикахъ женскаго цвѣтка, и только выдается наружу изъ такой какъ бы завязи верх-

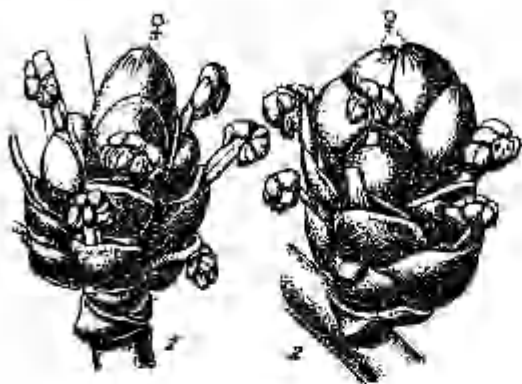


Рис. 150. Обоеполое соцветіе *Ephedra campylo-poda* (по Веттштейну). Видъ съ двухъ сторонъ. Въ нижней части мужскіе цвѣты, въ верхней — женскіе. (Рисунокъ представляет ту стадію, когда трубочка покроя женскихъ цвѣтвѣвъ еще не замѣтна). Увел. въ 6 разъ.

няя часть покроя (интегумента) сѣмяпочки въ видѣ особаго б. и. м. вытянутаго органа, улавливающаго пыльцу и называемаго здѣсь особымъ терминомъ — *tubulus* (2). *Tubulus* этотъ играетъ какъ бы роль столбика и рыльца пес-тика покрытосѣменныхъ растений, но морфологически онъ несомнѣнно относится не къ плодолистикамъ, а къ сѣмяпочкѣ, представляя верхнюю своеобразно развившуюся часть ея интегумента. Поэтому *Gnetales* можно было бы назвать растениями полуголосѣменными или полупокрытосѣменными. Какъ у всѣхъ голосѣменныхъ, органы размноженія *Gnetales* раздѣльнополые и б. ч. двудомные; но здѣсь проявляется уже на различныхъ стадіяхъ развитія и стремленіе къ двуполости. Веттштейнъ описываетъ, наприм., мужскія соцветія *Ephedra campylo-poda*, заканчивающіяся 1—2-мя женскими цвѣтами (см. рис. 150), и придаетъ явленію этому большое филогенетическое значеніе. У *Gnetum* также иногда среди мужскихъ соцветій попадаются не функционирующие, однако, женскіе цвѣты; а у *Welwitschia* мужской цвѣтокъ всегда имѣетъ въ центрѣ своемъ зачаточную сѣмяпочку, своеобразно устроенную, но, правда, не функционирующую (см.



Рис. 151. Мужской цвѣтокъ вельвичи съ зачаточной сѣмяпочкой по удаленіи около-цвѣтника и съ разрѣзанной трубочкой пыльцелистиковъ: *a* — тычинки, *o* — сѣмяпочка, *t* — тубулусъ или трубочка, *ii* — интегументъ сѣмяпочки (по Страсбур-геру).

рис. 151); въ женскихъ цвѣтахъ или соцвѣтияхъ *Gnetales* никогда, однако, не бываетъ ни зачаточныхъ, ни атрофированныхъ мужскихъ органовъ. Сѣмяпочка у голосѣмныхъ, какъ извѣстно, однопокровная, а у большинства раздѣльнолепестныхъ покрытосѣмныхъ — двупокровная. У *Gnetales*, у *Ephedra* и *Welwitschia* сѣмяпочка по типу голосѣмныхъ — однопокровная, а у *Gnetum* по типу раздѣльнолепестныхъ покрытосѣмныхъ — съ двумя интегументами (см. рис. 152). Зародышевый мѣшокъ *Ephedra* развивается

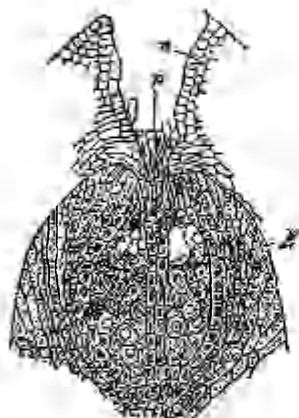


Рис. 153. *Ephedra altissima*. Продольный разрезъ верхушки писеллуса сѣмяпочки: *E* — яйцеклетка корпустулы, *p* — пыльцевые зернышки, *n* — писеллус, увел. (по Страсбургеру).

Тутъ нѣтъ еще яйцевого аппарата и антиподъ, а равно и двойного оплодотворенія покрытосѣмныхъ, но нѣтъ также вполне развитого женскаго заростка и архегониевъ или корпустулъ голосѣмныхъ. Изъ всѣхъ голосѣмныхъ лишь *Gnetum* и *Welwitschia* не могутъ быть названы въ строгомъ смыслѣ архегоніатными растениями, ибо исторія развитія ихъ зародышеваго мѣшка протекаетъ по типу среднему между голосѣмными и покрытосѣмными.



Рис. 152. *Gnetum Gnetum* (по Blume). Женский цвѣтокъ въ разрезѣ: *i* — внутренний, *j* — наружный интегументъ, *t* — тубулузъ, *p* — покроволистки, *n* — писеллус сѣмяпочки.

по типу голосѣмныхъ; здѣсь образуется до оплодотворенія типичный эндоспермъ или женскій заростокъ и нѣсколько вполне типично построенныхъ архегоніевъ (см. рис. 153, *E* и ср. его съ рис. 154), съ развитой шейкой и съ брюшной канальцевой клѣткой. У *Gnetum* и *Welwitschia* зародышевый мѣшокъ развивается совершенно своеобразно.



Рис. 154. Верхняя часть эндосперма или сѣмяпочки *Gnetum Gnetum*, съ двумя корпустулами или архегоніями: *o* — яйцеклетка, *bc* — брюшная канальцевая клѣтка, *hw* — стѣнка шейки архегоніи (по Страсбургеру).

Представляя такимъ образомъ несомнѣнно типъ промежуточный между голосѣмными и покрытосѣмными, иначе говоря, между архегоніатными и антофитными растеніями, *Gnetales*, судя по ихъ морфологическому строенію и географическому распространенію, являются въ современномъ растительномъ царствѣ растеніями архаическими, вымирающими, и хотя они носятъ въ себѣ рядъ особенностей, свойственныхъ покрытосѣмнымъ растеніямъ, они все же еще должны быть причислены къ растеніямъ голосѣмнымъ, и едва-ли отъ нихъ можно производить современныя покрытосѣмныя растенія. На нихъ скорѣе можно смотрѣть, какъ на голосѣмныхъ, поднявшихся выше уровня остальныхъ голосѣмныхъ по пути эволюціи, утерявшихъ нѣкоторыя черты архегоніатныхъ растеній, пріобрѣтшихъ нѣкоторыя черты растеній покрытосѣмныхъ, но не сдѣлавшихся настоящими цвѣтковыми растеніями и, какъ вообще формы промежуточные, оказавшихся менѣе жизнеустойчивыми, менѣе способными къ дальнѣйшей эволюціи, а потому и вымирающими. Разрозненное географическое распространіе рода *Ephedra* (см. рис. 144, на стр. 151), совершенно уединенное мѣстообитаніе на юго-западѣ Африки рода *Welwitschia* (см. рис. 146, на стр. 153), наконецъ, весьма слабое развитіе подъ тропиками рода *Gnetum*, все это, вмѣстѣ съ своеобразиемъ морфологическаго строенія, свидѣлствуетъ о малой жизнеспособности *Gnetales*, о томъ, что этотъ классъ растительнаго царства представляетъ нынѣ типъ вымирающій, древній. Были ли въ прежнія геологическія эпохи *Gnetales* распространены шире на земномъ шарѣ, чѣмъ нынѣ, были ли они представлены большимъ количествомъ родовъ, чѣмъ три нынѣ извѣстныхъ ихъ рода, и большимъ количествомъ видовъ, этого, къ сожалѣнію, мы не знаемъ, ибо фитопаалеонтологія не даетъ намъ на этотъ счетъ никакихъ указаній. Правда, Рено указываетъ на то, что *Gnetales* существовали уже въ каменноугольномъ періодѣ, когда они были представлены особымъ родомъ *Stephanospermum*, обладавшимъ четырьмя сѣмяпочками, заключенными въ одну оболочку; но отнесеніе *Stephanospermum* къ *Gnetaceae* очень и очень проблематично. На прошлой лекціи мы видѣли, что найденные въ эоценовыхъ отложеніяхъ Европы ископаемые остатки *Casuarina* могутъ съ такимъ же правомъ быть отнесены и къ *Ephedra*.

Это единственныя палеонтологическія данныя, крайне отрывочныя, которыя мы можемъ привести относительно ископаемыхъ *Gnetaceae*, и которыя нисколько не помогаютъ намъ въ освѣщеніи вопроса о происхожденіи этой таинственной группы растительнаго царства. Морфологически многіе систематики сближаютъ *Gnetaceae* съ *Taxaceae* (ср. рис. 155 и 156) и производятъ ихъ отъ этой группы голосѣменныхъ растений, а Веттштейнъ простѣйшіе типы покрытосѣменныхъ выводитъ не изъ нынѣ живущихъ, конечно, представителей рода *Ephedra*, а изъ типа *Ephedra*, черезъ типъ *Casuarina*, главнымъ образомъ на основаніи морфологическаго строенія мужскихъ, отчасти женскихъ цвѣтовъ этихъ двухъ родовъ. Однако, въ другомъ мѣстѣ самъ же Веттштейнъ оговаривается, что „не должно понимать перечисляемыя черты



Рис. 155. *Taxus baccata*. Продольный разрезъ черезъ женскій побѣгъ: *s* — верхушка главной оси побѣга, сдвинутой на сторону плодоноснымъ побѣгомъ; *i* — интегументъ сѣмяпочки, *nc* — ядро ея; *ar* — arillus (по Вармингу).



Рис. 156. Мужской колосокъ *Taxus baccata* (*a*) и его микроспоролистки: *b* — съ микроспорангіями закрытыми, *c* — съ открытыми микроспорангіями (по Вармингу).

сходства *Gnetinae* съ *Angiospermae* такъ, что *Gnetinae* являются прямыми предшественниками *Angiospermae*; въ филогенетическомъ отношеніи важно уже то, что между современными *Gymnospermae* вообще существуютъ такія, которыя и по своей организаціи приближаются къ типу *Angiospermae*“.

Челяковскій, на основаніи того, что въ мужскихъ цвѣтахъ *Welhoitschia* имѣется зачаточная сѣмяпочка (см. рис. 151, на стр. 156), дѣлаетъ заключеніе, что вообще первоначальныя голосѣменные имѣли двуполые цвѣты, которые уже впослѣдствіи дифференцировались въ мужскіе и женскіе цвѣты.

Арберъ и Паркинъ также предполагаютъ, что мужскіе цвѣты вельвичіи съ ихъ зачаточной двуполостью представляютъ прототипъ вообще цвѣтовъ *Gnetales*, и что цвѣты *Ephe-*

dra и *Gnetum* представляютъ дальнѣйшее развитіе этого типа, сопровождаемое усилениемъ раздѣльнополости, которая, по ихъ мнѣнію, есть явленіе вторичное, а не первичное. Къ этому мнѣнію присоединяется и Лотси, считая вмѣстѣ съ

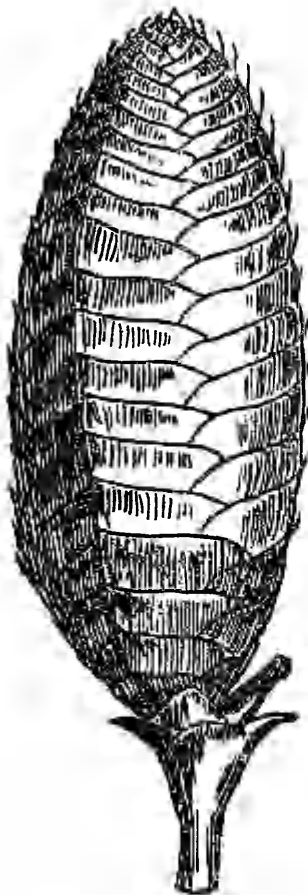


Рис. 157. Женская шишка *Welwitschia*, въ нѣсколько увеличен. видѣ (по Le Maout и Decaisne).

тѣмъ, что современные *Gnetales* представляютъ конечную ступень одного опредѣленнаго ряда развитія (голоствѣнныхъ), и покрытосвѣнные никоимъ образомъ не могутъ быть филогенетически выведены изъ *Gnetales*, несмотря на многие общіе съ ними морфологическіе признаки. Я вполне согласенъ съ этой точкой зрѣнія Лотси и другихъ ботаниковъ.

Познакомимся теперь немного подробнѣе съ устройствомъ мужскихъ и женскихъ цвѣтвъ *Gnetales*, главнымъ образомъ *Ephedra*, дабы мы могли въ послѣдствіи критически отнестись къ теоріи Веттштейна о происхожденіи цвѣтка покрытосвѣнныхъ изъ соцвѣтія голоствѣнныхъ.

У большинства видовъ р. *Ephedra* цвѣты двудомные (см. рис. 142 и 143, на стр. 150), рѣже попадаетъ у нѣкоторыхъ видовъ этого рода однодомность цвѣтвъ, наряду съ двудомностью. Исключительно однодомныхъ видовъ среди р. *Ephedra* не имѣется. У тѣхъ видовъ, которые наряду съ двудомностью проявляютъ и склонность къ однодомности, или оба рода цвѣтвъ встрѣ-

чаются на одномъ экземплярѣ, но въ разныхъ соцвѣтіяхъ, или иногда въ одномъ и томъ же соцвѣтіи встрѣчаются цвѣты обоего пола, причемъ б. ч. мы наблюдаемъ тогда мужскія соцвѣтія, заканчивающіяся 1—3 женскими цвѣтками (см. рис. 150, на стр. 156), или встрѣчаются женскіе колоски, въ пазухахъ нижнихъ кроющихъ листьевъ которыхъ имѣются единич-

ные мужскіе цвѣты. У *Welwitschia* цвѣты, повидимому, всегда двудомны, но мужскіе цвѣты у нихъ съ зачаточнымъ женскимъ органомъ въ срединѣ (зачаточной сѣмяпочкой) (см. рис. 151, на стр. 156). У *Gnetum* цвѣты б. ч. двудомные (см. рис. 145, А и D), но у нѣкоторыхъ видовъ въ мужскихъ соцвѣтіяхъ находятся недоразвитые женскіе цвѣты, функционирующие м. б., какъ нектарники, и имѣющие отношеніе къ перенесенію пыльцы настькомаыми. У всѣхъ трехъ родовъ цвѣты собраны колосообразно, и въ свою очередь мужскіе, а иногда и женскіе колосья собираются въ метельчатые соцвѣтія. Такимъ образомъ, въ смыслѣ образованія соцвѣтія *Gnetales* стоятъ на высокой ступени развитія, хотя соцвѣтія ихъ—колоски иногда (напр., у *Welwitschia*) по внѣшнему виду напоминаютъ собою шишки хвойныхъ (см. рис. 157, 158 и 159).



Рис. 158. Часть мужского соцвѣтія *Welwitschia* съ нѣсколькими колосками, въ увеличенномъ видѣ (по Bot. Mag. t. 5369).



Рис. 159. *Welwitschia mirabilis*. Часть мужского соцвѣтія (по Веттштейну).

Мужской цвѣтокъ *Ephedra* (см. рис. 160, 161, 162) сидитъ въ пазухѣ чешуйчатого кроющаго листа (*d*); онъ состоитъ изъ околоцвѣтника (*p*) и 2—8 тычинокъ или микроспоролистиковъ. Околоцвѣтникъ мужского цвѣтка образованъ двумя чешуйчатыми листьями (*p*), расположенными мѣдианно (см. рис. 164, *p*) и сросшимися между собою основаниями. Споролистики низведены всего до сидячихъ или прикрѣпленныхъ къ короткимъ нитямъ двухгнѣздныхъ пыльниковъ (*a*); они сидятъ на удлиненномъ, выступающемъ въ видѣ центральной колонки цвѣтоложѣ цвѣтка и вскрываются короткими поперечными или косыми щелями (рис. 160, 161 и 162). Впрочемъ, относительно морфологическаго значенія

этой колонки существуетъ разногласіе среди ботаниковъ. Въ пользу высказаннаго сейчасъ взгляда, что пыльниковая колонка, или, какъ по-нѣмецки она называется, „Antherenträger“ (см. рис. 161, *t*), осевого происхожденія, говоритъ то



Рис. 160. Мужское соцветіе *Ephedra altissima* Desf. изъ сѣверной Африки (по Эйхлеру).

наблюденіе, что пыльники залагаются при развитіи мужского цвѣтка непосредственно у точки роста цвѣтоложа, и антерентрегеръ развивается лишь въ послѣдствіи дальнѣйшимъ вытягиваньемъ цвѣтоложа. Однако, есть и другое воззрѣніе, по которому пыльцевая колонка *Ephedra* произошла путемъ срастанія двухъ микроспоролистиковъ, приносящихъ отъ одного до четырехъ двухгнѣздныхъ микроспорангіевъ. Этотъ взглядъ проводится Thibout и вытекаетъ между прочимъ изъ того, что



Рис. 161. Единичный мужской цвѣтокъ *Ephedra altissima* Desf. (по Эйхлеру): *d* — кроющій листъ, *p* — листъ околоцвѣтника. *t* — Antherenträger или пыльцевая колонка, *a* — пыльники.

часто колонка эта бываетъ раздвоенной наверху; если же такого раздвоенія не имѣется, то тогда наблюдается по обѣимъ сторонамъ колонки два медіанныхъ желобка, расположенныхъ между вершиной и основаніемъ колонки. Ясно это и изъ прохожденія сосудисто-волокнистыхъ пучковъ въ колонкѣ. Даже у тѣхъ видовъ *Ephedra*, у кото-



Рис. 162. *Ephedra altissima*. Вѣточка мужского соцветія: *p* — околоцвѣтникъ, *d* — кроющій листъ (по Stapf).

рыхъ имѣется нѣсколько микроспорангіевъ (или пыльниковъ), въ колонку входятъ всего два сосудисто-волокнистыхъ пучка (см. рис. 163), что указываетъ на двойственную природу этого органа. У тѣхъ видовъ, у которыхъ имѣется всего 2 тычинки или, иначе говоря, 2 спорангія, по одному на каждомъ микроспоролистикѣ, въ колонкѣ оба сосудисто-волок-

нистыхъ пучка остаются до вершины колонки нераздѣленными. Если же имѣется большее количество такъ называемыхъ тычинокъ или пыльниковъ (6, 8), то оба сосудисто-волокнистыхъ пучка колонки постепенно вѣтвятся, какъ показано на прилагаемомъ рисункѣ (см. рис. 163), представляющемъ схему прохождения сосудисто-волокнистыхъ пучковъ въ пыльниковой колонкѣ *Ephedra*



Рис. 164. Диаграмма мужского цвѣтка *Ephedra altissima*: *b* — кроющая листь, *p, p* — листья околоцвѣтника, *a* — тычинка (по Эйхлеру).

vulgaris (имѣющей „8 тычинокъ“), по Thibout. Такимъ образомъ по этому воззрѣнію мужскіе цвѣты *Ephedra* всегда состоятъ изъ двухъ покроволистиковъ, расположенныхъ медианно, и двухъ споролистиковъ, расположенныхъ крестъ

на-крестъ къ покроволистикамъ, какъ показывается приложенная диаграмма (см. рис. 164), и цвѣтка *Ephedra* будетъ: $P_2 A_2$. Когда имѣется на видъ большее число тычинокъ въ мужскихъ цвѣтахъ *Ephedra* (6, 8), то располагаются онѣ въ цвѣткѣ такъ, какъ показано на рис. 165 и 166, и



Рис. 166. Диаграмма расположения пыльниковъ въ мужскомъ цвѣткѣ *Ephedra monostachya* (по Эйхлеру).

происходятъ эти 6 или 8 тычинокъ путемъ расщепленія первоначально имѣвшихъ всего двухъ

тычинокъ (или микроспоролистиковъ) съ двугнѣздными (какъ у многихъ голосѣменныхъ) пыльниками. Впрочемъ, у нѣкоторыхъ видовъ *Ephedra* (наприм., у *E. distachya*, *pachyclada*, *intermedia*—въ единичныхъ

случаяхъ) наблюдались пыльники трехгнѣздные, а иногда и 4-гнѣздные. На это приходится намъ обратить вниманіе,



Рис. 163. Прохождение сосудистыхъ пучковъ въ пыльцевой колонкѣ *Ephedra vulgaris*, съ 8 микроспороангіями или пыльцевыми мѣшками (по Thibout).



Рис. 165. Диаграмма расположения пыльниковъ въ мужскомъ цвѣткѣ *Ephedra fragilis* (по Эйхлеру).

ибо Веттштейнъ въ своей теоріи происхожденія цвѣтка покрытосѣменныхъ этого момента не принимаетъ во вниманіе.



Рис. 167. Мужской цвѣтокъ *Gnetum latifolium*: *p* — листья околоцвѣтника, *a* — тычинка, *n* — членистые волоски (по Blume).

Мужской цвѣтокъ *Gnetum* (см. рис. 167) построенъ довольно аналогично цвѣтку *Ephedra*. Имѣя тоже двулистный, но совершенно сросшійся въ многогранную трубочку покровъ (*p*), онъ состоитъ, однако же, изъ одной¹⁾ всего тычинки (*a*), заканчивающейся двумя, обращенными направо и налѣво односторонними пыльниками. Основанія мужского (рис. 167), равно и женскаго (см. рис. 168) цвѣтка *Gnetum*'а окружены членистыми волосками (*n*), сами же мужскіе цвѣты расположены соцвѣтіями (см.



Рис. 168. *Gnetum latifolium*. Часть женскаго соцвѣтія въ продольномъ разрѣзѣ, *n* — членистые волоски (по Blume).

рис. 169, *a*) въ пазухахъ кроющихъ листьевъ (*b*) многочисленными и нѣсколькорядными мутовками, причемъ у нѣкоторыхъ видовъ, какъ уже сказано раньше, въ этихъ мужскихъ мутовкахъ могутъ находиться и недоразвитые женскіе цвѣты, функционирующие, какъ нектарники.



Рис. 169. Часть мужскаго соцвѣтія *Gnetum latifolium*: *b* — кроющій листъ, *a* — мужскіе цвѣты и ихъ тычинки (по Blume).

Гораздо своеобразнѣе и сложнѣе мужской цвѣтокъ *Welwitschia* (см. рис. 170). Подобно мужскому цвѣтку *Ephedra*, каждый мужской цвѣтокъ *Welwitschia* сидитъ въ пазухѣ кроющаго листа (рис. 170, 2, *b*), но имѣетъ не двухъ- а четырехлистный околоцвѣтникъ (*p'* и *p''*), состоящій изъ двухъ двучленныхъ круговъ чешуйчатыхъ покроволистиковъ, сидящихъ крестъ на-крестъ (см. рис. 171). Наружная пара покроволистиковъ (*p'*) стоитъ перпендикулярно къ кроющему листу (*b*);

эти покроволистки совершенно свободные, узкіе и острые на концѣ. Два внутреннихъ покроволистика (*p''*) расположены

1) Нѣкоторые считаютъ, что здѣсь тоже двѣ совершенно сросшіяся между собою тычинки.

медианно и, слѣдовательно, по своему положенію соотвѣтствуютъ единственнымъ двумъ покроволистикамъ *Ephedra*'ы (ср. рис. 164); они широкіе обратно-яйцевидно-округлой формы, задній покроволистикъ краями своими слегка прикрываетъ



Рис. 170. Мужской цвѣтокъ *Welwitschia mirabilis*. 1. Мужской цвѣтокъ съ отогнутымъ внутреннимъ листомъ околоцвѣтника: *a* — тычинки, *n* — интегументъ недоразвитой сѣмяпочки; *p'* — наружные листья околоцвѣтника, *p''* — внутренние листья околоцвѣтника. 2. Мужской цвѣтокъ въ пазухѣ кроющаго листа (*b*). 3. Мужской цвѣтокъ, но безъ кроющаго листа (по Hooker'у).

передній, и внизу оба они срослись въ трубку. При развитіи цвѣтка сначала залагаются наружные покроволистки,

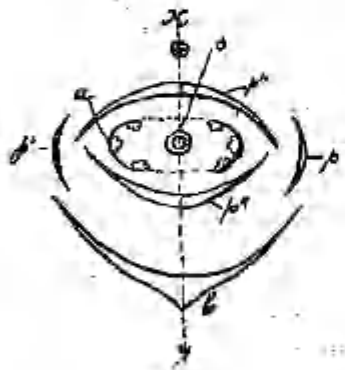


Рис. 171. Диаграмма мужского цвѣтка *Welwitschia*: *xy* — медианная плоскость, *b* — кроющій листъ, *p*, *p'* — наружные листья околоцвѣтника, *p''*, *p'''* — внутренние листья околоцвѣтника, *a* — тычинка, *o* — зачаточная сѣмяпочка.

потомъ внутренніе, въ видѣ двухъ обособленныхъ зачатковъ, такъ что срастаніе ихъ въ трубочку есть явленіе позднѣйшее. Пыльцелистиковъ или тычиночекъ у вельвичи шесть (см. рис. 151, *a*, на стр. 156), расположенныхъ однимъ кругомъ, сросшихся до половины основаніями пыльцелистиковъ въ трубку, и каждый пыльцелистикъ заканчивается крупнымъ трехгнѣзднымъ пыльникомъ, растрескивающимся на вершинѣ трехлучевой щелью (*a*). По изслѣдованію М'Наb, андроцей вельвичи состоитъ, однако, изъ двухъ всего примордіевъ или изъ двухъ

микроспоролистиковъ (см. рис. 171 и срав. съ рис. 164), такъ же, какъ и у *Ephedra*, залагающихся крестъ на-крестъ съ внутренними покроволистиками, т. е. опять таки такъ же, какъ у *Ephedra*, и лишь въ послѣдствіи расщепляющихся каждый на 3 части и затѣмъ срастающихся въ одну трубочку въ нижней своей части, тогда какъ у *Ephedra* расщепившіяся на 3 или

4 части два первоначальныхъ микроспоролистика срастаются между собою въ пыльцевую колонку (антерентрегеръ). Въ центрѣ мужского цвѣтка *Welwitschia* находится зачатокъ безплодной сѣмяпочки (см. рис. 151, о и рис. 172). Сѣмяпочка эта прямостоячая, прямая, конусовидная и покрыта однимъ интегументомъ или покровомъ сѣмени, который, окружая всю сѣмяпочку, вытягивается далѣе надъ ней въ штопорообразно-завернутую трубку (tubulus) (t), расширяющуюся наверху въ очень широкую блюдцевидную (scheibenförmig) головку (ii), имѣющую видъ рыльца, но совершенно не функционирующую, такъ же, какъ и голая сѣмяпочка внутри мужского цвѣтка.

Рис. 172. *Welwitschia mirabilis*. Сѣмяпочка (о) съ интегументомъ (i) и тубулусомъ (t) изъ мужского цвѣтка (по Страсбургеру).

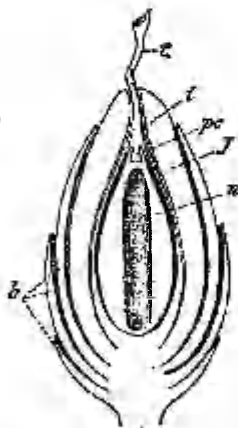


Рис. 174. Продольный разрѣзъ верхушки женскаго соцветія *Ephedra altissima*: b — верховые листья, n — пестик, pc — пыльцевая камера, i — интегументъ, J — плодолостики или покроволостики, t — tubulus интегумента (по Веттштейну).



Рис. 173. Одноцвѣтковое женское соцветіе *Ephedra altissima*: b — верховые листья, J — плодолостики или покроволостики, i — tubulus интегумента сѣмяпочки (по Веттштейну).

Этотъ своеобразный интегументъ залагается у основанія сѣмяпочки въ видѣ однообразнаго валика значительно позднѣе всѣхъ остальныхъ органовъ цвѣтка, и въ него сосудисто-волокнуистые пучки уже не заходятъ. Такимъ образомъ мужской цвѣтокъ вельвичи морфологически двуполый, и лишь физиологически его можно считать мужскимъ, а не гермафродитнымъ цвѣткомъ.

Перейдемъ теперь къ разсмотрѣнію женскихъ цвѣтковъ *Gnetales*. Ихъ строеніе съ морфологической точки зрѣнія запутаннѣе, чѣмъ строеніе мужскихъ цвѣтковъ, и морфологи даютъ различное толкованіе различнымъ частямъ женскаго цвѣтка. Я не стану излагать вамъ здѣсь

всѣ детали этихъ разногласій, но изложу это строеніе лишь вкратцѣ, въ такомъ видѣ, въ какомъ оно мнѣ лично кажется наиболѣе приемлемымъ. При этомъ я исхожу изъ того основного положенія, нѣкоторыми ботаниками, однако, оспариваемаго, что мужскіе и женскіе цвѣты *Gnetales* гомологичны другъ другу.

У *Ephedra* женскіе цвѣты либо одиночные (см. рис. 173 и 174), либо собраны по 2, по 3 на верхушкѣ короткой вѣточки, снабженной нѣсколькими парами крестъ на-крестъ чередующихся верхушечныхъ листьевъ (*b*); самъ цвѣтокъ состоитъ изъ одной прямостоячей прямой сѣмяпочки (*n*), одѣтой однимъ интегументомъ (*i*), который, покрывая сѣмяпочку, вытягивается надъ ней въ б. и. м. длинный, у разныхъ видовъ *Ephedra* различно устроенный трубчатый органъ (рис. 173, *i*, рис. 174, *t*), служащій для улавливанія пыльцы. Органъ этотъ, какъ я уже говорилъ выше, называется *tubulus* (рис. 174, *t*). Помимо интегумента, сѣмяпочка *Ephedra* со всѣхъ сторонъ одѣта другимъ покровомъ (*J*), но этотъ покровъ короче внутренняго интегумента, и *tubulus* послѣдняго выдается изъ наружнаго покрова сѣмяпочки и служитъ, какъ только что сказано, для воспріятія пыльцы. Наружный покровъ сѣмяпочки одни морфологи принимаютъ за наружный интегументъ сѣмяпочки, другіе — за плодолистикъ, всецѣло окружающій сѣмяпочку и, слѣдовательно, образующій какъ бы завязь, которая свойственна покрытосѣменнымъ растеніямъ; разница въ этомъ случаѣ будетъ лишь та, что у покрытосѣменныхъ плодолистикъ не только окружаетъ со всѣхъ сторонъ сѣмяпочку или сѣмяпочки, образуя завязь, но и улавливаетъ пыльцу, образуя для сего рыльце и у многихъ растеній еще столбикъ. Здѣсь же, у *Gnetales* плодолистикъ образуетъ лишь завязь, а рыльца и столбика еще совершенно нѣтъ, роль же воспринимающаго пыльцу органа принимаетъ на себя верхняя часть интегумента сѣмяпочки, а интегументъ сѣмяпочки, какъ извѣстно, гомологиченъ *indusium*'у папоротникообразныхъ. Наконецъ, по третьему воззрѣнію, которое кажется мнѣ наиболѣе вѣроятнымъ, описываемый покровъ сѣмяпочки не плодолистикъ, а цвѣточный покровъ (*J*) женскаго цвѣтка. При такомъ воззрѣніи *Ephedra*—типичное голосѣменное растеніе, не имѣющее, слѣдовательно, ни пестика, ни завязи, и при со-

зрѣваніи не образующее настоящаго плода; при созрѣваніи сѣмяпочки *Ephedr'*ы въ сѣмя получается ложный плодъ, ибо, послѣ оплодотворенія, въ образованіи этого ложнаго ягодообразнаго плода принимаютъ участіе не только части женскаго цвѣтка (*J*), но и тѣ верховые листья (*b*), которыми окружень снизу единственный женскій цвѣтокъ однихъ видовъ *Ephedr'*ы, или въ пазухахъ которыхъ сидятъ два-три женскихъ цвѣтка у другихъ видовъ этого рода. Верховые листья эти (*b*) образуютъ тотъ мясистый краснаго цвѣта околоплодникъ, внутри котораго заключена одна или двѣ-три какъ бы косточки, съ деревянистымъ нутреплодникомъ, происшедшимъ изъ покроволистиковъ (*J*) женскаго цвѣтка и заключающимъ въ себѣ сѣмя, одѣтое кожистой оболочкой, т. е. дальнѣйшимъ измѣненіемъ интегумента (*i*) сѣмяпочки. Что наружный покровъ сѣмяпочки *Ephedr'*ы представляетъ околоцвѣтникъ, отчасти можно заключить изъ исторіи развитія женскаго цвѣтка. Покровъ этотъ залагается двумя протуберанцами (бугорками), расположенными направо и налѣво отъ медіанной плоскости цвѣтка, т. е. тамъ, гдѣ у мужскихъ цвѣтовъ залагаются два зачатка андроеца; слѣдовательно, это органы листовые, м. б. метаморфозированные микроспоролистики, если принять гипотезу, что раздѣльно-полые цвѣты *Gnetates* произошли изъ первоначально двуполыхъ цвѣтовъ ихъ предковъ. Въ женскихъ цвѣткахъ *Ephedr'*ы въ такомъ случаѣ микроспоролистики обратились въ покроволистики, а органы, аналогичные мужскимъ покроволистикамъ, лежащимъ медіанно, въ женскихъ цвѣтахъ атрофировались. Указанные два протуберанца женскаго цвѣточнаго покрова весьма скоро начинаютъ снизу срастаться между собою и, наконецъ, одѣваютъ всю сѣмяпочку сплошнымъ нераздѣльнымъ покровомъ, подобно тому, какъ плодолистикъ одѣваетъ сѣмяпочку, образуя цѣльную завязь. Интегументъ сѣмяпочки появляется значительно позже въ видѣ сплошнаго валика у основанія сѣмяпочки. Интегументъ не получаетъ сосуdivоолокнистыхъ пучковъ, тогда какъ въ покроволистики входятъ два сосуdivистыхъ пучка, а иногда присоединяются еще и добавочные сосуdivистые пучки, какъ бы отвѣтвляющіеся отъ пучковъ нижележащихъ верховыхъ листьевъ.

Женскіе цвѣты *Gnetum* (см. рис. 175) и ихъ ягодообразные плоды очень похожи на цвѣты *Ephedr'*ы, только у *Gne-*

tum'а признается два интегумента сѣмяпочки (см. рис. 175, *G* — *ii*, *ie* и 152, *i*, *J*, на стр. 157). При развитіи женскаго цвѣтка *Gnetum*'а сначала появляется въ видѣ валика, окружающаго со всѣхъ сторонъ заложенную уже сѣмяпочку, околоцвѣтникъ (*p*), который растеть быстрѣе въ трансверзальномъ направленіи, а слѣдовательно, имѣетъ сначала двулопастный видъ, вѣроятно, вслѣдствіе заложенія собственно двухъ листиковъ околоцвѣтника. Затѣмъ, когда околоцвѣтникъ достигъ приблизительно $\frac{2}{3}$ высоты сѣмяпочки, залагается въ видѣ однообразнаго валика у основанія сѣмяпочки наружный интегументъ (*ie* и *J*) и вскорѣ затѣмъ и внутренний ея интегументъ (*ii* и *i*), который опережаетъ въ своемъ ростѣ наружный интегументъ и въ концѣ концовъ выдается изъ женскаго цвѣтка въ видѣ воспринимающаго пыльцу тубулуса (рис. 175, *F*, *t*,



рис. 152, *t*, рис. 149, *i*, на стр. 157 и 155). При созрѣваніи сѣмяпочки околоцвѣтникъ дѣлается мясистымъ, наружный интегументъ деревенеетъ, а внут-

Рис. 175. *Gnetum*. *E* — часть женскаго соцвѣтія. *F* — женскій цвѣтокъ: *t* — tubulus, *p* — покроволистки. *G* — продольный разрѣзъ женскаго цвѣтка: *p* — покроволистки, *ii*, *ie* — внутренний и наружный интегументъ сѣмяпочки (по Страсбургеру).

ренний интегументъ такъ же, какъ и у эфедры, дѣлается тонкокожистымъ, пленчатымъ. Получается, какъ и у *Ephedra*, ложный плодъ, подобіе костянки, съ той только разницей, что тамъ въ образованіи наружной мясистой части плода принимаютъ участіе и верхушечные листья соцвѣтія. Внутренний интегументъ сѣмяпочки *Gnetum* такъ же, какъ и у *Ehpedra*, лишенъ сосудисто-волокнистыхъ пучковъ, наружный же интегументъ и околоцвѣтникъ имѣютъ таковые. Не есть ли поэтому и наружный интегументъ *Gnetum*'а скорѣе околоцвѣтникъ, листового происхожденія, а не настоящій покровъ сѣмяпочки? Въ такомъ случаѣ и у *Gnetum*'а сами сѣмяпочки будутъ однопровныя, какъ это собственно свойственно всѣмъ голосѣмненнымъ, за исключеніемъ *Gnetum*. Въ пользу такого взгляда говоритъ также и тотъ фактъ, что въ редуцированныхъ женскихъ цвѣтахъ *Gnetum*, попадающихся у нѣкоторыхъ видовъ этого рода среди мужскихъ соцвѣтій,

второй интегументъ отсутствуетъ, и по аналогии съ вельвичей скорѣе можно допустить атрофію околоцвѣтника, чѣмъ интегумента.

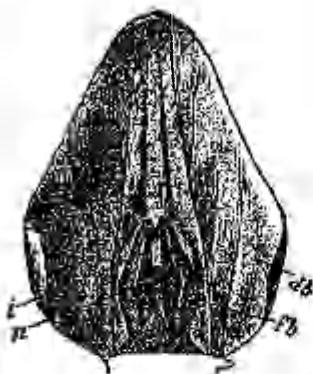


Рис. 176. *Welwitschia mirabilis*. Молодой женскій цвѣтокъ въ пазухѣ кроющаго листа (*db*): *fb* — плодолистки или покроволистки, *i* — интегументъ, *n* — nucellus; увеличено (по Страсбургеру).

лопастный, а не блюдцевидно-расширенный, какъ у безплодныхъ сѣмяпочекъ мужского цвѣтка (ср. рис. 172). Наружный околоцвѣтникъ (рис. 176, *fb*, 177, *Pb*) женскаго цвѣтка состоитъ изъ двухъ частей, расположенныхъ въ плоскостяхъ, перпендикулярныхъ кроющему листу соцвѣтія (*db*), въ пазухѣ котораго сидитъ женскій цвѣтокъ. Эти двѣ листовыхъ части женскаго околоцвѣтника очень рано срастаются другъ съ другомъ у основанія въ видѣ кругового валика и обрастаютъ вокругъ всю сѣмяпочку, но справа и слѣва отъ медіанной плоскости листики околоцвѣтника образуютъ по небольшому крыловидному отростку. При созрѣ-

У *Welwitschia* женскій цвѣтокъ (см. рис. 176 и 177) построенъ значительно проще мужского. Въ мужскомъ цвѣткѣ вельвичи мы видѣли два круга околоцвѣтника, здѣсь же, подобно какъ у *Ephedra* и *Gnetum*, имѣется вокругъ сѣмяпочки одинъ интегументъ (*i*), залагающійся позднѣе всѣхъ другихъ органовъ цвѣтка въ видѣ сплошнаго валика у основанія сѣмяпочки; онъ лишенъ сосудисто-волокнистыхъ пучковъ, какъ у *Ephedra* и *Gnetum*, быстро обрастаетъ сѣмяпочку и вытягивается въ коротенькій *tubulus* (*t*), на концѣ

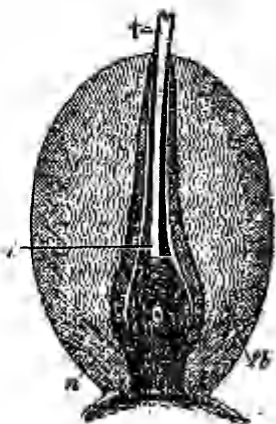


Рис. 177. *Welwitschia mirabilis*. Вполнѣ развитой женскій цвѣтокъ въ продольномъ разрѣзѣ: *Pb* — плодолистки или покроволистки, *i* — интегументъ, *n* — nucellus, *t* — *tubulus*; увел. (по Страсбургеру).

вании шишковиднаго женскаго соцвѣтія вельвичи, женская шишка (см. рис. 157, на стр. 160) ея сильно разрастается, достигаетъ величины около 6 сантиметровъ и получаетъ кра-

сивую кирпично-красную окраску. Сѣмя (см. рис. 178) лежитъ среди двухъ разросшихся частей околоцвѣтника, приобрѣтающихъ широкіе крыловидные отростки, способствующие распространенію сѣмянъ вельвичіи. Ягодообразныхъ плодовъ у вельвичіи нѣтъ, но и у *Ephedra* не у всѣхъ видовъ плоды мясистые, ягодообразные; у нѣкоторыхъ видовъ *Ephedra*, живущихъ въ глухихъ пустыняхъ, верхушечные листья женскихъ соцвѣтій при созрѣваніи сѣмянъ не дѣлаются сочными, мясистыми, какъ, наприм., у нашей кузьмичевой травы и другихъ видовъ, а, наоборотъ, дѣлаются кожистыми, перепончатыми, крыловидными и способствуютъ распространенію сѣмянъ при помощи вѣтра, а не при помощи поѣдающихъ сочные плоды животныхъ.

Я указывалъ выше, что систематики ставятъ *Gnetales* ближе всего къ *Taxaceae* и производятъ ихъ отъ этихъ послѣднихъ. Въ новѣйшее время, когда съ одной стороны морфологія мужскихъ и женскихъ цвѣтовъ *Gnetales* и исторія развитія этихъ цвѣтовъ стала извѣстна ближе, съ другой же стороны болѣе подробно изучены были ископаемые древнѣйшія голосѣменные—*Bennettitales*, стали проводить гомологію въ строеніи цвѣтовъ и соцвѣтій и аналогичныхъ органахъ между *Gnetales*, *Cycadales* и *Bennettitales* и стали искать филогенетическое родство *Gnetales* съ этими болѣе древними голосѣменными. Я не стану излагать здѣсь въ подробностяхъ различныя воззрѣнія авторовъ на этотъ счетъ, такъ какъ это завело бы насъ слишкомъ далеко. Скажу только, что, согласно воззрѣніямъ Арбера, Паркина и Лотси, къ которымъ я вполнѣ примыкаю, мы можемъ считать изъ всѣхъ *Gnetales* наиболѣе древнимъ типомъ *Welwitschia*. Всѣ три рода *Gnetales*, по этимъ воззрѣніямъ, произошли независимо другъ отъ друга отъ первоначальныхъ гермафродитныхъ предковъ, имѣвшихъ цвѣтокъ, близкій къ мужскому цвѣтку *Welwitschia*, но съ функционировавшими не только микроспоролистами, тычинками, но и сѣмяпочкой. Отъ этихъ гермафродитныхъ предковъ происшедше трехъ родовъ *Gnetales* можно представить слѣдующей приблизительно схемой:



Рис. 178. *Welwitschia mirabilis*. Зрѣлое сѣмя, окруженное крыловидно-разросшимися покроволистами (p); t — тубульсѣ интегумента (по Гукеру).



Рис. 179. Схема филогенетическаго развитія трехъ родовъ сем. *Gnetaceae*.

т. е., что изъ всѣхъ трехъ родовъ наиболѣе приближается къ своимъ предкамъ *Welwitschia*, дальше всего по пути эволюціи ушли *Gnetum*'ы.

Въ свою очередь гермафродитные предки *Gnetales* должны были имѣть филогенетическое родство съ *Bennettitales* или, вѣрнѣе говоря, съ неизвѣстными намъ общими предками, давшими начало съ одной стороны *Bennettitales*, съ другой—*Gnetales* и имѣющими филогенетическіе корни свои въ простѣйшихъ *Cycadales*, что можно выразить такой схемой:

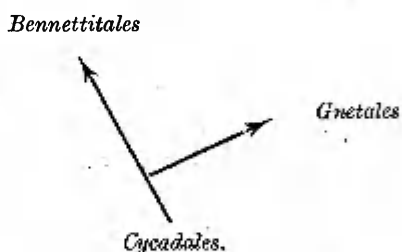


Рис. 180. Схема филогенетическаго развитія *Gnetales* изъ древнѣйшихъ *Cycadales*.

Bennettitales, въ свою очередь просуществовавъ въ мезозойскую эру, къ концу ея вымерли и уже въ кайнозойскую эру не перешли. Ихъ мѣсто заняли развившіяся изъ нихъ, какъ увидимъ впослѣдствіи, многочисленныя разнообразныя покрытосѣмныя цвѣтковые растения, появившіяся въ концѣ мезозоя и сразу сдѣлавшіяся хозяевами положенія въ теченіе кайнозоя, сохраняя свое преобладающее значеніе въ растительномъ царствѣ до нашихъ дней. *Gnetales* же, представляя незначительную боковую вѣтвь этого основного ствола генеалогическаго дерева, вѣроятно, никогда и не имѣли широкаго развитія. Издавна, м. б., въ началѣ мезозоя, а то и раньше, отдѣлившись вмѣстѣ съ *Bennettitales* отъ *Cycadales*,

они, имѣя съ одной стороны особенности строенія голосѣменныхъ, съ другой—покрытосѣменныхъ, не пріобрѣли ни той, ни другой окончательной организаціи, и, какъ типы переходные, слѣдовательно, мало жизненные, влачатъ *Gnetales* въ видѣ немногочисленныхъ, чуждыхъ нашей планетѣ и ея флорѣ формъ свое жалкое существованіе поднесъ, представляя вырождковъ, такъ сказать, уродовъ среди обычной растительности, неспособныхъ эволюціонировать дальше, подняться на высшую ступень развитія. Вотъ почему, вмѣстѣ съ Арберомъ, Паркиномъ, Лотси и нѣкоторыми другими систематиками, я безусловно считаю *Gnetales* за боковую законченную вѣтвь растительнаго царства въ его филогенетическомъ развитіи и никакъ не могу отъ нихъ производить современные цвѣтковые покрытосѣменные растенія, несмотря на многія черты въ ихъ организаціи, по первому взгляду напоминающія намъ скорѣе покрытосѣменныхъ, чѣмъ голосѣменныхъ, куда, однако, *Gnetales*, конечно, относятся. Этотъ взглядъ еще болѣе подтверждается изученіемъ строенія зародышевого мѣшка *Gnetales*, явленіями, сопровождающими оплодотвореніе яйцеклѣтки и развитія зародыша изъ оплодотворенной яйцеклѣтки. Новѣйшія изслѣдованія Лотси и другихъ ученыхъ открыли въ области этой много интересныхъ подробностей, проливающихъ свѣтъ и на филогенетическое положеніе въ системѣ *Gnetales*; но мы на этомъ останавливаться подробнѣе не будемъ; я напому вамъ лишь въ двухъ словахъ то, что я сказалъ по этому поводу въ началѣ сегодняшней лекціи, а именно, что по устройству зародышевого мѣшка родъ *Ephedra* (см. рис. 153, на стр. 157) еще типичное архегоніатное растеніе, *Welwitschia* еще сохранила нѣкоторыя черты архегоніатныхъ растеній, хотя бы въ способѣ образованія женскаго предростка въ зародышевомъ мѣшкѣ, а *Gnetum* дальше всего ушелъ по способу развитія зародышевого мѣшка отъ типа голосѣменныхъ, такъ какъ у нѣкоторыхъ его видовъ образованіе эндосперма происходитъ послѣ оплодотворенія, какъ у покрытосѣменныхъ, а не передъ оплодотвореніемъ, какъ у голосѣменныхъ. Но *Welwitschia* ближе стоитъ къ *Gnetum* хотя бы потому, что у той и у другого уже не образуется зачаточныхъ архегоніевъ, какъ у голосѣменныхъ, и оплодотворенію подвергаются свободныя клѣтки или ядра проталліума. Далеко уйдя въ этомъ отно-

шеніи отъ голосѣменныхъ, *Welwitschia* и *Gnetum* не вырабатили, однако, въ своихъ зародышевыхъ мѣшкахъ яйцевого аппарата и антиподъ покрытосѣменныхъ и не имѣютъ двойного оплодотворенія послѣднихъ, чѣмъ, на мой взглядъ, еще болѣе подтверждается высказанное только что мнѣніе, что *Gnetales* не могутъ служить исходными пунктами филогенетическаго развитія покрытосѣменныхъ растеній. Начало возникновенія послѣднихъ надо искать гдѣ то въ другомъ мѣстѣ растительнаго царства, можетъ быть, значительно ниже *Gnetales* и вообще высшихъ голосѣменныхъ, а *Gnetales*, въ видѣ курьезныхъ раритетовъ растительнаго царства заслуживаютъ лишь почетнаго мѣста въ кунсткамерѣ, а не среди великаго генеалогическаго дерева растительнаго царства.

Лекція девятая.

Перечноцвѣтныя — *Piperales*.

Перейдемъ теперь къ разсмотрѣнію наиболѣе просто устроенныхъ цвѣтковыхъ растеній и посмотримъ, можно ли считать ихъ не только наиболѣе простыми, но и наиболѣе примитивными типами, изъ которыхъ съ одной стороны можно было бы филогенетически вывести болѣе сложные типы покрытосѣменныхъ, съ другой же стороны которые можно бы связать съ тѣми или иными типами архегоніатныхъ растеній. Такіе наиболѣе простые типы цвѣтковыхъ растеній существуютъ какъ среди двудольныхъ, такъ и однодольныхъ, больше, однако, среди первыхъ, и прежде всего намъ надо хотя бы вкратцѣ уяснить себѣ морфологическое различіе въ строеніи этихъ двухъ классовъ покрытосѣменныхъ растеній.

Подъ именемъ **двудольныхъ** растеній понимаются обыкновенно такія растенія, у которыхъ зародышъ въ сѣмени обычно имѣетъ двѣ сѣмядоли (см. рис. 181, *kb*), расположенныя по его бокамъ. У большинства двудольныхъ корешокъ (*r*) зародыша развивается въ главный корень (рис. 181, *C, w*), обладающій вторичнымъ ростомъ въ толщину. На поперечномъ разрѣзѣ стебля сосудистые пучки располагаются обычно кругомъ (см. рис. 182); они б. ч. открытые, т. е. имѣютъ камбій и обладаютъ вторичнымъ ростомъ въ толщину. Листья б. ч. сѣтчато-нервные (см. рис. 183). На боковыхъ вѣтвяхъ первые листья располагаются трансверзально (справа и слѣва). Вегетативные листья обычно черешковые или съ суженнымъ основаніемъ. Цвѣты б. ч. пяти- или четырехчленные, т. е. въ

кругахъ околоцвѣтника и тычинокъ преобладаетъ число 5 или 4, или кратное имъ.

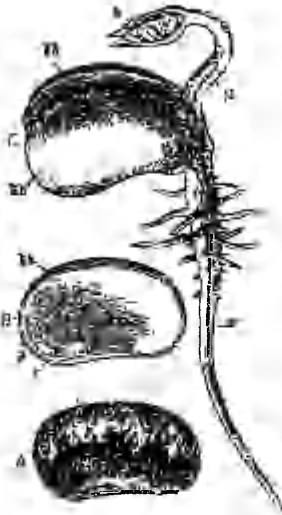


Рис. 181. *А* — сѣмя фасоли, *В* — оно же послѣ снятія кожуры и удаленія одной сѣмядоли, *С* — проростаніе этого сѣмени: *b* — первые листья, *kb* — сѣмядоли, *st* — главный стебель, *w* — главный корень, *p* — перышко, *r* — корешокъ зародыша.

судистые пучки на поперечномъ разрѣзѣ стебля разбросанные (см. рис. 185), а не расположенные однимъ кругомъ, какъ у двудольныхъ; они закрытые, т. е. безъ камбія и, слѣдовательно, безъ вторичнаго роста въ толщину. Листья б. ч. параллельно-нервные или дуго-нервные (см. рис. 186). На боковой вѣтви первый листъ появляется на сторонѣ, обращенной къ главной оси (адосирный низовой листъ). Листья б. ч. прикрѣплены къ стеблю широкимъ основаніемъ. Цвѣты б. ч. трехчленные, т. е. въ кругахъ околоцвѣтника и тычинокъ обычно встрѣчается число 3 или кратное ему.

Подъ именемъ **однодольныхъ** растений понимаются обыкновенно такія растения, у которыхъ зародышъ въ сѣмени съ одною только сѣмядолю (см. рис. 184, *sc*), исполняющею роль органа высасыванія питательныхъ веществъ изъ бѣлка (эндосперма) сѣмени (рис. 184, *ew*, *eg*). Сѣмядоля эта возникаетъ обыкновенно на верхушкѣ зародыша. Корешокъ (*w*) зародыша обычно не развивается въ главный корень, вмѣсто него возникаютъ боковые и придаточные корни. Вторичнаго роста въ толщину въ корнѣ нѣтъ. Со-

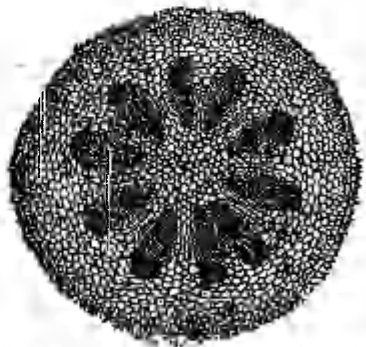


Рис. 182. Поперечный разрѣзъ стебля доудольнаго въ концѣ перваго вегетационнаго періода — *Viscum album*, увел. (съ фотографіи F. v. Pfeiffera).

Цѣлая сумма признаковъ раздѣляетъ эти два класса, принимаемые до сихъ поръ всѣми систематиками, какъ естественное подраздѣление покрытосѣменныхъ на двѣ основныя группы. Мы увидимъ постепенно въ течение нанего курса, что ни одинъ изъ перечисленныхъ признаковъ не свойственъ абсолютно тому или иному классу, и что какъ среди однодольныхъ есть растенія съ нѣкоторыми признаками двудольныхъ, такъ и среди двудольныхъ есть не мало типовъ съ б. и. м. ясно выраженной однодольной организацей. Далѣе, разбирая въ послѣдствіи признаки, разграничивающіе два класса покрытосѣменныхъ растений, мы убѣдимся, что большинство признаковъ этихъ искусственны. Наконецъ, изслѣдуя

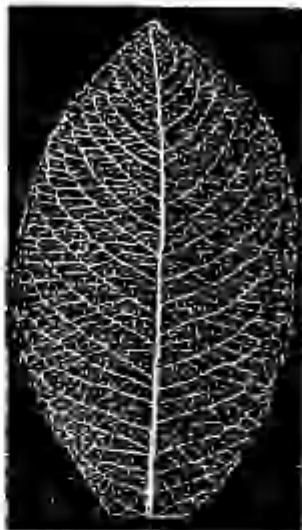


Рис. 183. Сѣтчатонервный листь двудольнаго.



Рис. 184. Продольный разрѣзъ черезъ плодъ (зерновку) кукурузы (*Zea Mays*): с — оболочка плода, eg — плотная желтоватая часть эндосперма, ew — бѣлая рыхлая часть эндосперма, sc — щитокъ или сѣмядоля, ss — вершина щитка, e — поверхностный слой щитка, k — почечка, ш — корешокъ, ws — корневой чехликъ, st — шейка или стебель, fs — плодоножка.

филогенетическое родство разныхъ естественныхъ порядковъ однодольныхъ и двудольныхъ, мы увидимъ, что и съ филогенетической точки зрѣнія дѣленіе покрытосѣменныхъ на двудольныя и однодольныя совершенно искусственно, слѣдовательно, не удовлетворяетъ основнымъ требованиямъ естественной системы и должно быть упразднено. Но къ этимъ крупнымъ вопросамъ систематики покрытосѣменныхъ растений мы вернемся въ послѣдствіи, теперь же временно придерживаясь издавна установленнаго дѣленія покрытосѣменныхъ на однодольныя и двудольныя,

познакомимся сначала съ наиболѣе простыми типами двудольныхъ растений.

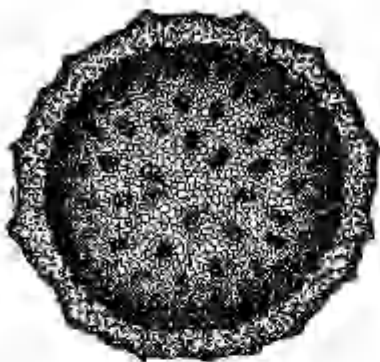


Рис. 185. Поперечный разрѣзъ стебля однодольнаго (*Ruscus aculeatus*) (по фотографіи J. Brunthaler).

Вслѣдъ за первымъ порядкомъ подкласса *Archichlamydeae* покрытосѣменныхъ растений — *Verticillatae*, заключающимъ всего одно семейство *Casuarinaceae*, Энглеръ въ системѣ своей ставитъ въ постепенной послѣдовательности слѣдующіе порядки, цвѣты которыхъ либо голые, либо гаплохламидные съ чашечковиднымъ околоцвѣтникомъ, т. е., согласно основнымъ воззрѣніямъ Энглера, пред-

ставляютъ наиболѣе примитивные типы двудольныхъ растений; таковы, по Энглеру, порядки: *Piperales*, *Salicales*, *Myricales*, *Juglandales*, *Fagales* и *Urticales*. Ветштейнъ въ своей филогенетической системѣ тоже вслѣдъ за *Casuarinaceae*, которая онъ выводитъ изъ голосѣменныхъ, ставитъ большинство изъ этихъ порядковъ, характеризуя ихъ такъ: „группа порядковъ съ однополыми, рѣдко обоеполыми, преимущественно анемофильными цвѣтками. Околоцвѣтникъ простой, б. ч. чашечковидный. Мужскіе цвѣтки б. ч. съ нѣсколькими тычинками противъ листьевъ околоцвѣтника; наблюдается, однако, и увеличение числа тычинокъ; часто эндотропный ростъ пылевой трубочки“. Далѣе Ветштейнъ прибавляетъ, что эти порядки, отличающіеся примитивными особенностями, находятся въ несомнѣнныхъ генетическихъ соотношеніяхъ между со-

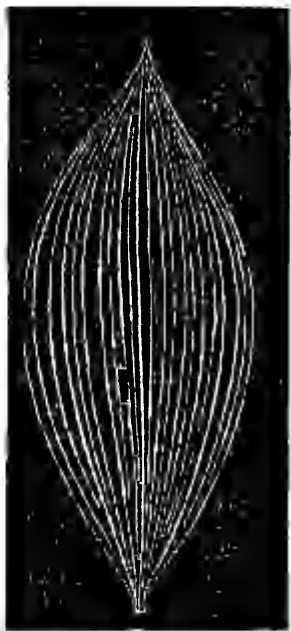


Рис. 186. Дугонервный листъ однодольнаго.

Начнемъ наше изученіе простѣйшихъ типовъ двудольныхъ именно съ этихъ двухъ послѣднихъ порядковъ, положеше которыхъ въ системѣ весьма неопредѣленно, и посмотримъ, можно ли, дѣйствительно, считать ихъ за типы примитивные, исходные, или это типы упрощенные, развившіеся позднѣе путемъ регрессивнаго метаморфоза.

Къ порядку *Piperales*, характеризуемому ахламидными или гомохламидными, двуполыми или раздѣльнополыми очень мелкими цвѣтами, съ 1—10 тычинками и 1—4 плодолистиками,



Рис. 187. *Piper nigrum* L. Вѣтвь съ плодами (по Baillon).

свободными или сросшимися между собою, Энглеръ относитъ три семейства: *Saururaceae*, *Piperaceae* и *Chloranthaceae* и со знакомъ вопроса еще семейство *Lacistema*. Центральнымъ семействомъ этого порядка является, несомнѣнно, весьма крупное семейство *Piperaceae*, перечныя, насчитывающее въ себѣ болѣе 1000 видовъ, распространенныхъ почти исключительно подъ

тропиками, и имѣющее два главныхъ центра современнаго развитія: одинъ — въ Южной Америкѣ, другой — въ Остѣ-Индіи. Всего въ семействѣ этомъ 9 родовъ, которые по числу видовъ распредѣляются такъ :

Родовъ съ 1 всего видомъ (монотипныхъ)	— 2
„ „ 2 видами	— 2
„ „ 5—8 видами (олиготипныхъ)	— 3
„ „ очень большимъ количествомъ видовъ (полиморфныхъ)	— 2

Къ послѣднимъ относятся слѣдующіе роды: *Piper* L. — перецъ (см. рис. 187), до 650 видовъ, распространенныхъ въ тропическихъ странахъ Старога и Новаго свѣта; особенно ихъ много въ Южной Америкѣ и Индіи, откуда они проникаютъ въ восточную Азію до Японіи; въ Африкѣ представителей этого рода немного. *Peperomia* Ruiz et Pav. (см. рис. 188), до 400 видовъ, тоже въ тропическихъ странахъ Старога и Новаго свѣта, главнымъ образомъ въ Америкѣ, гдѣ нѣкоторые виды встрѣчаются и внѣ тропиковъ. Нѣкоторые виды *Peperomia* и *Piper* обладаютъ очень большими ареалами географическаго распространенія либо въ Новомъ, либо въ Старомъ свѣтѣ. Нѣкоторые подроды рода *Piper*, равно какъ нѣкоторые олиготипные роды семейства *Piperaceae* приурочены къ опредѣленнымъ естественнымъ ботанико-географическимъ областямъ земного шара. Моно-

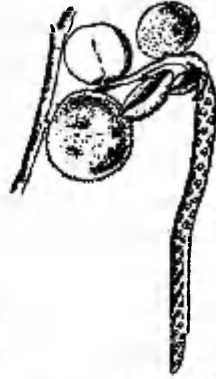


Рис. 188. *Peperomia* — вѣтвь съ мясистыми листьями и цвѣтами (по Ветштейну).



Рис. 189. Соплодіе *Piper longum* (по Ветштейну).

типный родъ *Zippelia* Blume извѣстенъ лишь съ острова Явы, а монотипный родъ *Symbryon* Griseb. встрѣчается лишь на островѣ Кубѣ.

Piperaceae — это кустарники (см. рис. 187) или травы (см. рис. 188), рѣже деревья, часто съ узловатыми стеблями, съ простыми, цѣльнокрайними листьями, нерѣдко дугонервными (см. рис. 187), признакъ, свойственный собственно однодольнымъ. *Piperaceae* встрѣчаются по опушкамъ тропическихъ лѣсовъ, по сырымъ тѣнистымъ мѣстамъ, нѣкоторые мясистые представители рода *Peperomia* растутъ эпифитами на деревьяхъ, нѣкоторые цѣпляются при помощи корней. Цвѣты *Piperaceae* мелкіе, невзрачные, собранные въ густыхъ колосьяхъ или кистяхъ. Часто стержень колоса мясистый, и тогда соцвѣтіе можно назвать початкомъ (см. рис. 189). Цвѣты обоеполые или однополые, голые, безъ покрововъ и безъ настоящихъ прицвѣтниковъ (см. рис. 190). Формула ихъ будетъ собственно

такая: $A_{3+3}G_3$, т. е. формула цвѣтка однодольныхъ растений, но число тычинокъ, вслѣдствіе недоразвитія, можетъ быть 2, плодolistиковъ же всего 1 (см. рис. 191).



Рис. 190. *Piper nigrum*. Часть соцветія съ обоими цвѣтами, ($\frac{6}{1}$) (по Baillon): *b* — кроющий листъ цвѣтка; *t, t* — два края углубленія початка, имѣющіе видъ прицвѣтничковъ; *a, a* — тычинки.

спермомъ (см. рис. 192 и 193). Процессъ опыленія у *Piperaceae* въ точности еще не извѣстенъ, но цвѣты посѣщаются насѣкомыми, несмотря на ихъ невзрачность.

Мы видѣли, что въ строеніи этого семейства, наряду съ признаками двудольныхъ растений (зародышъ сѣмени съ двумя сѣмядолями) (см. рис. 192), имѣются и признаки однодольныхъ растений, а именно — дугонервность листьевъ и тройной типъ строенія цвѣтка. Къ этому надо прибавить еще, что у многихъ видовъ обнаружено ненормальное анатомическое строеніе стебля, а именно распределеніе сосудистыхъ пучковъ по типу однодольныхъ (см. рис. 194), хотя пучки имѣютъ вторичный ростъ въ толщину, какъ у двудольныхъ. Весьма своеобразно также и развитіе заро-

На прилагаемомъ рисункѣ (рис. 190) и диаграммѣ (рис. 191) изображенъ довольно просто устроенный цвѣтокъ *Piper nigrum*; *b* — изображаетъ кроющий листъ цвѣтка, а *t* — двѣ листовидныхъ складки початка, имѣющихъ видъ прицвѣтничковъ, но на самомъ дѣлѣ стеблевого, а не листового происхожденія. На диаграммѣ видны 2 тычинки (*a*) и мѣсто \times , гдѣ должна была бы сидѣть третья тычинка этого круга. На рисункѣ (рис. 190) хорошо видно 3-лопастное рыльце, свидѣтельствующее о томъ, что пестикъ произошелъ изъ срастанія трехъ плодolistиковъ. Завязь *Piperaceae* обыкновенно одногнѣздная, съ одною стоячею прямою сѣмяпочкою, а плодъ — ягода или костянка, съ периспермомъ и эндо-



Рис. 191. Диаграмма цвѣтка *Piper nigrum*. Кроющий листъ (*b*) и два края углубленія початка, имѣющіе видъ прицвѣтничковъ (*t, t*); двѣ тычинки (*a, a*) и гинецей (*g*); \times — мѣсто, гдѣ должна была сидѣть третья тычинка (по Вармингу).

дышевого мѣшка, указывающее на то, что *Piperaceae*, въ этомъ отношеніи по крайней мѣрѣ, принадлежатъ къ растеніямъ съ архаической первичной организаціей. По изслѣдованіямъ Campbell и Johnson, въ зародышевомъ мѣшкѣ этихъ растеній образуется до оплодотворенія не 8, а 16 ядеръ, изъ которыхъ одно идетъ на образованіе яйцеклѣтки, одно образуетъ синергиду, а 8 ядеръ сливаются между собою во вторичное ядро зародышевого мѣшка, остальные же ядра, повидимому, въ концѣ концовъ атрофируются (см. рис. 195).

Представляетъ ли простѣйшее устройство безпокровныхъ цвѣтвъ *Piperaceae* явленіе первичное или ре-



Рис. 192. Плодь *Piper nigrum* въ продольномъ разрѣзѣ ($\frac{5}{1}$). Периспермъ обозначенъ пунктиромъ. Эндоспермъ оставленъ бѣлымъ и въ немъ лежитъ небольшой зародышъ съ двумя сѣмядолями (по Baillon).

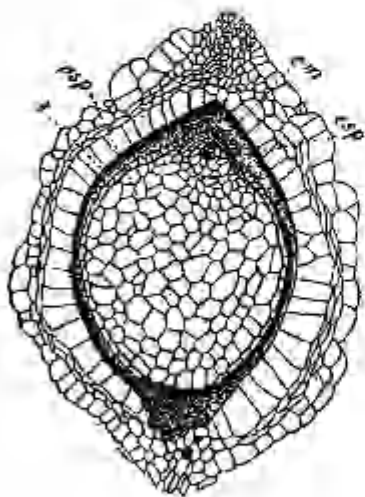


Рис. 193. Поперечный разрѣзъ молодого плода *Peperomia pellucida*: et — зародышъ, i — покровъ, esp — эндоспермъ, prsp — периспермъ (по Johnson).

дукцію, есть ли это ахламия или апохламия, отвѣтить на этотъ вопросъ очень трудно. Энглеръ безусловно считаетъ *Piperaceae* формами начальными, ахламидными. По мнѣнію Веттштейна, какъ мы видѣли раньше, положеніе сем. *Piperaceae* въ системѣ очень неопредѣленно, и оно не обнаруживаетъ никакихъ близкихъ отношеній къ сосѣднимъ порядкамъ. Вармингъ, наоборотъ, ставитъ семейство это вмѣстѣ съ сем. *Polygonaceae* въ одинъ порядокъ *Polygoniflorae*, занимающій одно изъ низшихъ мѣстъ въ его системѣ. Однако Арберъ и Паркинъ, вслѣдъ за Галлѣе, считаютъ, что без-

покровность цвѣтвъ *Piperaceae* есть явленіе вторичное, происшедшее путемъ редукціи прежде существовавшего у нихъ покрова, и черезъ семейство *Lactoridaceae* (см. рис. 201, стр. 189)

связываютъ весь порядокъ *Piperales* съ порядкомъ *Ranales*, упрощенными формами котораго и являются, по ихъ мнѣнью,

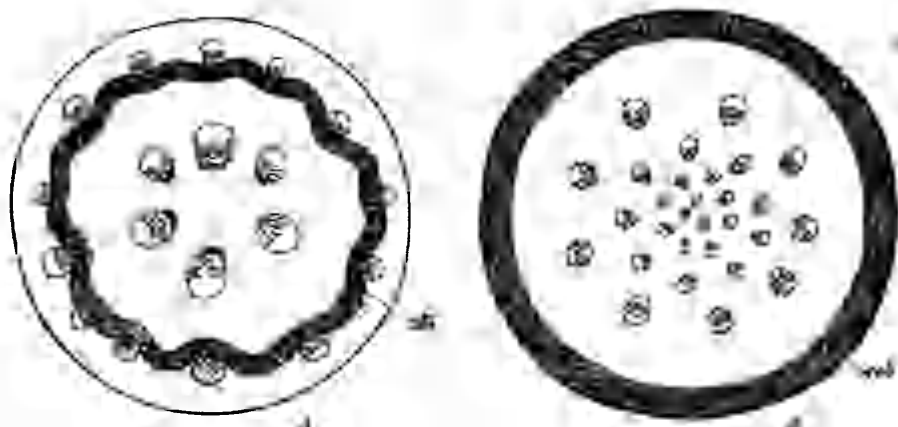


Рис. 194. Поперечный схематическій разрѣзъ стебля: А — *Piper nigrum* L.; В — *Peperomia magnoliaefolia* (Jacq.) A. Dietr. (по Энглеру); skl — склеренхима, coll — колленхима.

представители *Piperales*. Лотси вполне соглашается съ этимъ воззрѣнiемъ и, производя *Piperaceae* отъ *Polycarpiceae* вообще, въ свою очередь сближаетъ съ ними ароидныя

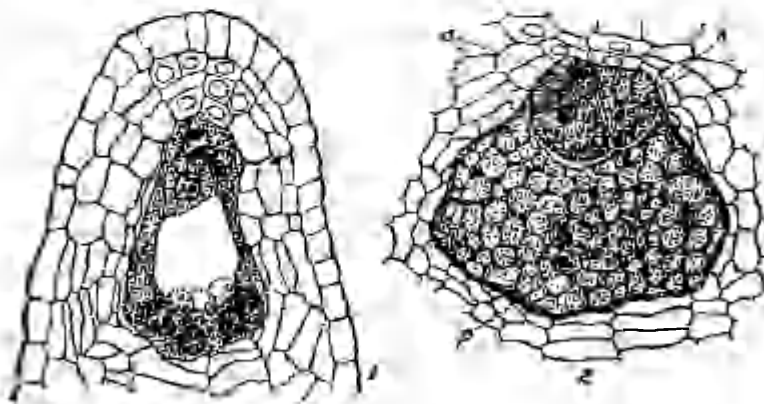


Рис. 195. *Peperomia pellucida*: 1 — зародышевый мѣшокъ съ 16-ю ядрами; 2 — позднѣйшая стадія зародышеваго мѣшка, съ яйцеклѣткою (о), синергидою (s) и полярнымъ ядромъ (р), образовавшимся изъ слиянiя ядеръ.

(*Araceae*) изъ класса однодольныхъ, разсматривая послѣднiя, какъ производныя *Piperales*. По Галлье филогенетическое родство *Piperaceae* таково (см. рис. 196):

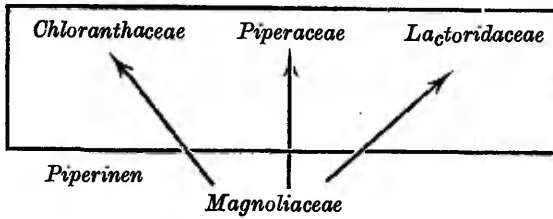


Рис. 196. Схема филогенетическаго родства семействъ порядка *Piperales*.

а по Лотси мы имѣемъ слѣдующій филогенетическій рядъ:

Polycarpicae ➤ *Piperales* ➤ *Spadiciflorae* (*Araceae*).

Что нѣкоторые типы однодольныхъ могли имѣть своимъ исходнымъ пунктомъ развитія типъ *Piperales* — это отчасти видно изъ того, что сами *Piperales* имѣютъ цѣлый рядъ особенностей однодольной организаціи: дугонервные листья, разбросанные сосудистые пучки стеблей, трехчленные цвѣты. Что цвѣты *Piperaceae* м. б. не ахламидные, а апохламидные, явствуетъ изъ того, что андроцей и гинецей ихъ являются нерѣдко б. и. м. атрофированными (наприм., вмѣсто 3+3 тычинокъ въ кругѣ андроеца всего 2 тычинки, какъ мы видѣли у *Piper nigrum* на рис. 190 и 191). Если же редукція могла коснуться споролистиковъ, то она, конечно, могла проявиться и въ кругахъ покроволистиковъ, низведя покровъ цвѣтка до полного и безслѣднаго исчезновенія. Во всякомъ случаѣ несомнѣнно одно, что ясно также изъ характера географическаго распространенія и изъ деталей строенія этихъ растений, что типъ *Piperaceae* весьма древній¹⁾; все равно, начальный ли онъ или производный, но онъ появился, по всей вѣроятности, уже очень давно; въ лицѣ же двухъ своихъ весьма полиморфныхъ родовъ — *Piper* и *Peperomia*, типъ этотъ продолжалъ существовать и широко развиваться до нашихъ дней, приспособляясь къ условіямъ жизни въ тѣнистыхъ тропическихъ лѣсахъ, гдѣ онъ и сейчасъ играетъ весьма значительную роль, составляя видный элементъ во флорахъ тропическихъ странъ и играя не малую роль въ жизни человѣка подъ тропиками, ибо, благодаря присутствію въ тканяхъ растений этихъ острыхъ веществъ и эфирныхъ маселъ, многіе

1) Къ сожалѣнію, палеонтологическихъ доказательствъ для этого пока совершенно еще не имѣется.

виды этого семейства издавна культивируются и употребляются подъ тропиками въ качествѣ овощей, пряностей и медицинскихъ продуктовъ (черный и бѣлый перецъ, кубеба, длинный перецъ, бетель и др.).

Къ порядку *Piperales*, кромѣ крупнаго сем. *Piperaceae*,



Рис. 197. *Saururaceae*: *Saururus Loureiri* Десп. А — вѣтвь въ натур. велич., В — цвѣтокъ, С — сѣмя въ разрѣзѣ, D — цвѣтокъ *Saururus cernuus* L.; *Houttuynia cordata* Тинн. Е — верхняя часть вѣтви, F — цвѣтокъ, G — сѣмя въ разрѣзѣ (по Энглеру).

относится нѣсколько мелкихъ семействъ съ ограниченными ареалами географическаго распространія.

Сем. *Saururaceae* (см. рис. 197) представляетъ м. б. первоначальный типъ, изъ котораго, путемъ дальнѣйшаго упрощенія, развились *Piperaceae*. Это травы съ мелкими безпокровными двуполыми цвѣтами (B, D, F), съ 3—4 свободными или сросшимися плодолистиками, со многими сѣмяпочками. Цвѣты

расположены колосьями (*A, E*). Сѣмя, какъ у *Piperaceae*, съ эндоспермомъ и периспермомъ (*C, G*). Сюда относятся только три рода: *Saururus* L. (*A*) — всего два вида, одинъ въ восточной Азіи отъ Филиппинскихъ острововъ до Японіи на сѣверъ, другой — въ приатлантическихъ штатахъ Сѣверной Америки, отъ Канады до Луизианы, оба въ болотистыхъ мѣстахъ. Два другихъ рода монотипны, одинъ — въ Японіи, Китаѣ, Кохинхинѣ и Гималаяхъ, другой — въ Калифорніи. По мнѣнію Энглера, цвѣты *Saururaceae* безпокрывные въ силу первоначальной ахламіи, а не въ силу атрофіи бывшихъ ранѣ покроволистиковъ. Апокарпія *Saururus*'а есть тоже признакъ древній. Прилагаемые рисунки (см. рис. 198, *A* и *B*) показываютъ діаграммы примитивныхъ цвѣтовъ этого небольшого семейства, разрозненное географическое распространение котораго, при томъ же въ странахъ, сохранившихъ многіе древніе типы, ясно свидѣтельствуетъ о томъ, что семейство *Saururaceae* сохранилось до нашихъ дней съ третичной эпохи и было нѣкогда широко распространено по земному шару. Къ сожалѣнію, палеонтологическихъ подтвержденій этого вполне возможнаго предположенія не имѣется.



Рис. 198. Діаграммы цвѣт-
ковъ *Saururaceae*: *A* — *Saururus cernuus* L. (Сѣв. Аме-
рика). *B* — *Houttuynia cor-
data* Thunb. (Вост. Азія)
(по Энглеру).

Маленькое семейство *Chloranthaceae* (см. рис. 199) имѣетъ, наоборотъ, типъ болѣе совершенный, чѣмъ *Piperaceae*. Здѣсь цвѣты двуполые или раздѣльнополые, тычинокъ 1 или 3, сросшихся между собою и съ завязью (см. рис. 200). Цвѣты голые или съ незначительнымъ чешуевиднымъ покровомъ (*p*), сѣмяпочки висячія, перисперма не имѣется, завязь (*o*) иногда нижняя, цвѣты иногда зигоморфные, плодъ костянка. Это субтропическіе или тропическіе травы, кустарники или деревья, въ количествѣ 33 видовъ, распространенные въ Азіи и Америкѣ. Всего 3 рода, одинъ въ 3 видахъ — на островахъ Тихаго океана, другой (*Chloranthus*, рис. 199) въ 10 видахъ — въ восточной Азіи и Остиндіи и третій родъ (*Hedyosmum*) въ 20 видахъ — въ тропической Америкѣ. По своимъ морфологическимъ признакамъ, по явленіямъ срастанія спороли-

стиковъ, погруженія завязи въ цвѣтоложе и зигоморфи цвѣтовъ, *Chloranthaceae*, несомнѣнно, представляютъ типъ болѣе



Рис. 199. *Chloranthus inconspicuus* Sw. (по Baillon).

ботаниками небольшой кустарничекъ съ острова Жуанъ-Фернандецъ, высотой всего въ $1\frac{1}{2}$ m., называемый *Lactoris fernandeziana* Philippi (см. рис. 201, А). Бентамъ и Гукеръ причисляли растение это къ сем. *Saururaceae*, но въ настоящее время его выдѣляютъ въ особое сем. *Lactoridaceae*, состоящее изъ одного всего рода и вида, имѣющаго (см. рис. 201, В, С) правильный трехчленный околоцвѣтникъ, 3+3 тычинки, 3 сросшихся у основанія плодолистика и плодъ — листовку съ нѣсколькими сѣменами (см. рис. 201, В, Е, Г). Растеніе это,

совершенный, чѣмъ *Piperaceae*, къ которымъ они ближе всего, однако, подходятъ, чѣмъ къ какому либо другимъ семействамъ простѣйшихъ двудольныхъ.

Сем. *Lacistemaceae* — всего одинъ родъ въ 16 видахъ, маленькіе деревья или кустарники тропической Америки, причисляется Энглеромъ со знакомъ вопроса къ порядку *Piperales*.

Наконецъ, къ родственнымъ съ *Piperales* растениямъ относится нѣкоторыми

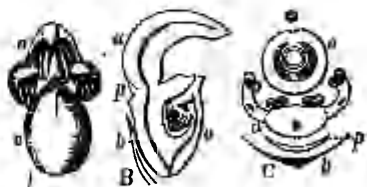


Рис. 200. *Chloranthus inconspicuus* Sw. А — цвѣтокъ; В — цвѣтокъ въ продольномъ разрѣзѣ, вдоль medianной плоскости; С — диаграмма цвѣтка (по Эйхлеру): а — тычинки, р — рудиментарный цвѣточный покровъ, о — пестикъ, б — кроющий листъ.

имѣя м. б. нѣкоторое внѣшнее сходство съ порядкомъ *Piperales*, однако, несомнѣнно ближе всего стоитъ къ *Magnoliaceae* и такимъ образомъ относится совершенно къ другой группѣ покрытосѣменныхъ растений.

Такимъ образомъ весь порядокъ *Piperales*, имѣя въ строении своемъ цѣлый рядъ первоначальныхъ признаковъ — ахлamiю или гаплохлamiю (послѣдняя рѣдко) цвѣтовъ, простое устройство соцвѣтiй, своеобразное развитiе зародышевого



Рис. 201. *Lactoris fernandeziana* Philippi: А — вѣтвь въ естественную величину; В — диаграмма цвѣтка; С — цвѣтокъ послѣ удаленiя одного покроволустика; D — пестикъ, взрѣзанный по спинкѣ; E — пестикъ въ продольномъ разрѣзѣ; F — пестикъ въ поперечномъ разрѣзѣ; G — сѣмя, сильно увеличенное (по Энглеру).

мѣшка, стоитъ довольно обособленно въ системѣ. Генетическихъ отношенiй ни къ *Casuarinaceae*, ни къ голосѣмнымъ въ этомъ порядкѣ не обнаруживается. Зато нерѣдко появляются въ организаци этого порядка тѣ или иные признаки, свойственные растениямъ однодольнымъ, и замѣчаются нѣкоторыя, хотя м. б. очень отдаленныя родственныя отношенiя съ одной стороны къ сем. *Araceae* изъ однодольныхъ, съ другой стороны къ сем. *Magnoliaceae* (черезъ *Lactoridaceae*) изъ порядка *Ranales* или *Polycarpiceae*. Насколько, однако, тѣсны эти родственныя отношенiя, это является еще большимъ вопросомъ, а потому я лично склоненъ былъ бы скорѣе разсматривать порядокъ *Piperales*, какъ стоящи особнякомъ въ си-

стемъ, но проявляющій въ разныхъ семействахъ своихъ разные ступени развитія. Доказать атрофію цвѣточного покрова у многихъ представителей безпокровныхъ растений этихъ семействъ такъ же трудно, какъ трудно доказать и первоначальную ихъ безпокровность, ихъ ахламидность. Но изъ морфологическаго сравненія входящихъ въ составъ этого порядка семействъ наиболѣе вѣроятный филогенетическій рядъ для нихъ будетъ такой:

? —→ *Saururaceae* → *Piperaceae* ↗ *Chloranthaceae*
 ↘ *Lacistemaceae*(?),

причемъ максимума развитія въ настоящее время достигли подъ тропиками *Piperaceae*, въ частности ихъ сильно полиморфные роды — *Piper* и *Peperomia*.

Лекція десятая.

Ивоцвѣтныя — *Salicales*.

Такъ же какъ *Piperales* и *Verticillatae*, до сихъ поръ не находятъ себѣ прочнаго мѣста въ системѣ еще одна очень просто устроенная группа двудольныхъ растеній, а именно, порядокъ *Salicales*, состоящій изъ одного всего семейства *Salicaceae*, обнимающаго лишь два рода: *Populus* — тополь и *Salix* — ива. Въ прежнее время сем. *Salicaceae*, вмѣстѣ съ семействами *Myricaceae*, *Juglandaceae*, *Betulaceae* и *Fagaceae*, объединялось въ одну общую группу: *Amentaceae* — сережкоцвѣтныхъ растеній, на томъ основаніи, что у всѣхъ у нихъ одинъ и тотъ же типъ соцвѣтія — сережка. Но, во-первыхъ, соцвѣтіе сережка, свойственное всѣмъ этимъ семействамъ, построено весьма различно у разныхъ семействъ, и наиболѣе простая сережка имѣется у *Salicaceae*; самое же главное это то, что устройство цвѣтовъ этихъ различныхъ семействъ настолько своеобразно, что объединять ихъ всѣхъ подъ общимъ именемъ *Amentaceae* нѣтъ никакого ни морфологическаго, ни тѣмъ паче филогенетическаго основанія. Изъ всѣхъ представителей сережкоцвѣтныхъ растеній наиболѣе простое устройство цвѣтовъ и вмѣстѣ съ тѣмъ наиболѣе обособленное положеніе въ системѣ имѣетъ именно семейство *Salicaceae*, которое совершенно невозможно филогенетически связать ни съ одной изъ ранѣе рассмотрѣнныхъ группъ простѣйшихъ покрытосѣменныхъ, ни съ голосѣменными, ни тѣмъ паче вывести изъ этого семейства какіе-либо болѣе высоко-организованные растительные типы; а между тѣмъ *Salicaceae* — семейство несомнѣнно весьма древнее, что

явствуетъ изъ крайне простаго устройства ихъ цвѣтовъ и соцвѣтій, равно и изъ данныхъ палеонтологіи, отчасти ботанической географіи. *Salicaceae* найдены въ третичныхъ отложеніяхъ разныхъ странъ, начиная съ древнѣйшихъ временъ этого періода (вѣроятно, съ эоцена), и эти палеонтологическія данныя вполне краснорѣчиво свидѣлствуютъ: 1) о томъ, что мы имѣемъ дѣйствительно представителей двухъ и нынѣ живущихъ еще родовъ этого семейства — *Populus* и *Salix*, ибо ихъ остатки сохранились не только въ видѣ хорошо отличимыхъ по нерватурѣ ихъ листьевъ, но также въ видѣ цвѣтовъ, плодовъ и даже цѣлыхъ вѣтокъ этихъ растений; 2) палеонтологическія находки эти говорятъ намъ, что уже съ болѣе древнихъ временъ третичнаго періода встрѣчались виды ивъ и тополей, весьма близкіе къ нынѣ живущимъ ихъ представителямъ, и, наконецъ, 3) находки эти указываютъ намъ, что семейство это сѣверное, полярное, возникло тамъ, на далекомъ сѣверѣ, гдѣ въ настоящее время находятся вѣчные снѣга и льды, да и нынѣ, какъ показываетъ современное географическое ихъ распространеніе, *Salicaceae* по преимуществу принадлежатъ сѣверу и встрѣчаются подъ тропиками гораздо рѣже, какъ послѣдніе отпрыски этого бореальнаго типа растений. Прямая противоположность *Piperales*: эти послѣднія, какъ мы видѣли, тяготеютъ къ тропикамъ, являются характерными представителями тропической флоры, да и въ прежнія времена, хотя показанія палеонтологіи въ этомъ отношеніи безмолвствуютъ, были, вѣроятно, по преимуществу типомъ тропическимъ, какъ можно о томъ отчасти судить по современному разрозненному географическому распространенію древнѣйшей группы *Piperales*, а именно, семейства *Saururaceae*.

Рѣзко отличаясь отъ *Piperaceae* географически, *Salicaceae* отличаются отъ нихъ очень сильно и морфологически, несмотря на то, что оба порядка, и *Piperales*, и *Salicales*, принадлежатъ къ наиболѣе просто устроеннымъ типамъ покрытосѣменныхъ растений, къ растеніямъ безпокровнымъ, и при томъ же, повидимому, именно ахламиднымъ, а не апохламиднымъ; по крайней мѣрѣ Энглеръ и нѣкоторые другіе ботаники безусловно считаютъ отсутствіе покрововъ въ цвѣтахъ *Salicaceae* за явленіе первичное, а не приобрѣтенное въ теченіе филогенетическаго развитія путемъ атрофіи. Древ-

нѣйшіе извѣстные намъ представители этого семейства, найденные въ нижнихъ отложеніяхъ третичной эпохи, а м. б. и въ верхне-мѣловыхъ отложеніяхъ Сѣверной Америки и Европы, показываютъ намъ, что за весь этотъ долгій промежутокъ времени типъ *Salicaceae* почти не измѣнился въ своей основѣ, и старинныя *Salicaceae*, очевидно, были такими же безпокровными растеніями, какъ и нынѣ живущія. Въ этомъ заключеніи мы можемъ опираться уже на точныя данныя палеонтологіи, а не на гадательныя и всегда болѣе или менѣе субъективныя умозаключенія сравнительной морфологіи.

Не наводятъ ли насъ эти предварительныя сопоставленія на то предположеніе, что уже въ древнѣйшія времена, во времена перваго появленія покрытосѣменныхъ растений на земномъ шарѣ, т. е. въ мѣловомъ періодѣ и въ началѣ третичнаго, покрытосѣменные растения могли появиться политопно, въ разныхъ частяхъ земного шара, а слѣдовательно, и изъ разныхъ типовъ предшествовавшихъ имъ голосѣменныхъ или протоантофитныхъ растений. Мнѣ кажется, нѣтъ ничего пагубнѣе для истиннаго пониманія исторіи развитія цвѣтковыхъ растений и ихъ органа цвѣтка, какъ предположеніе, что всѣ цвѣтковыя растения возникли отъ одного корня, отъ одного исходнаго типа. Это предположеніе заставляетъ насъ строить самыя невѣроятныя филогенетическія схемы, исходя либо изъ самыхъ поверхностныхъ морфологическихъ сравненій, либо изъ односторонне-построенныхъ теорій происхожденія цвѣтка и механическаго затѣмъ примѣненія теорій этихъ ко всѣмъ семействамъ цвѣтковыхъ растений. И *Casuarinaceae*, и *Piperaceae*, и *Salicaceae* типы двудольныхъ растений безусловно древніе, что доказывается и простотой организаціи ихъ цвѣтовъ, и многими архаическими признаками въ ихъ внутренней или наружной архитектурѣ, и географическимъ распространеніемъ, и, наконецъ, даже данными палеонтологіи, по крайней мѣрѣ, для сем. *Salicaceae*. Кромѣ этихъ трехъ типовъ, есть и еще рядъ древнихъ первобытныхъ типовъ двудольныхъ растений, какъ, на примѣръ, типъ *Banales*, съ чѣмъ мы познакоимся впослѣдствіи подробнѣе. Одни изъ этихъ типовъ легко связать съ вымершими, угасшими типами голосѣменныхъ, какъ, на примѣръ, *Ranales* съ вымершими *Bennettitales*, другіе, съ нѣкоторой натяжкой, можно сблизить съ такими древними голосѣменными типами, какъ *Gnetales*, третьи

нынѣ живущіе древніе типы нельзя связать ни съ однимъ изъ нынѣ живущихъ или вымершихъ типовъ голосѣменныхъ, какъ, на примѣръ, *Piperales* или *Salicales*. Несомнѣнно, и у этихъ типовъ были свои древніе предки, но они до сихъ поръ намъ совершенно еще неизвѣстны и либо будутъ извѣстны современемъ, какъ сравнительно очень недавно сдѣлались извѣстны ископаемые предки *Ranales* въ лицѣ *Bennettitales*, либо, можетъ быть, такъ и останутся навсегда неизвѣстными. Но если они намъ неизвѣстны или никогда не будутъ извѣстны, то отсюда не слѣдуетъ еще, что мы все въ системѣ должны

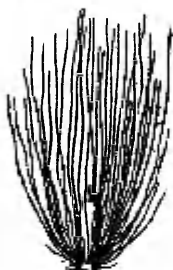


Рис. 202. Сѣмя ивы — *Salix pentandra* L. съ пучкомъ волосковъ, отходящихъ отъ халазы.

подводить къ формамъ извѣстнымъ и дѣлать такія мало вѣроятныя предположенія, что, на примѣръ, *Piperales* произошли отъ *Magnoliaceae* черезъ *Lactoridaceae* путемъ упрощенія цвѣтка, или *Salicaceae* произошли отъ *Ternstroemiaceae* черезъ *Flacourtiaceae* опять путемъ упрощенія того же цвѣтка, какъ думаетъ, на примѣръ, Hallier.

Бартлингъ, Гризебахъ, А. Браунъ, Гегельмайеръ доказывали родственность *Salicaceae* съ *Tamaricaceae*; но въ пользу такого родственнаго отношенія этихъ двухъ различно построенныхъ семействъ они приводятъ лишь одинаковый способъ растрескиванія сѣменной коробки и то, что въ томъ и другомъ семействѣ сѣмена снабжены волосистымъ хохолкомъ (см. рис. 202). Согласитесь, что это слишкомъ поверхностныя, чтобы не сказать рѣзче, доказательства въ пользу филогенетическаго родства столь различныхъ типовъ покрытосѣменныхъ. Прежнее предположеніе морфологической близости *Salicaceae* къ другимъ семействамъ, объединявшимся подъ общимъ именемъ *Amentaceae*, должно было пасть, вслѣдствіе совершенно особаго строенія цвѣтовъ *Salicaceae*, какъ я сказалъ уже выше, и вотъ стоитъ семейство это передъ нами такъ же уединенно въ системѣ, какъ и *Casuarinaceae*, и *Piperales*, безъ предковъ въ его прошломъ, безъ потомства въ будущемъ. Могила предковъ *Salicaceae* давно уже стерта съ лица земли, а новаго, свѣжаго потомства типъ этотъ тоже не далъ, и, какъ непомнящій родства бобыль, стоитъ онъ передъ нами среди остальныхъ

болѣе счастливыхъ растительныхъ группъ, могущихъ похвалиться и почетной родословной, ведущей генеалогію ихъ съ древнѣйшихъ временъ, и многочисленными и разнообразными родственными связями среди современныхъ семействъ растительнаго царства.

Но этотъ одинокій среди другихъ растений типъ — *Salicales*, весьма просто построенный, простъ не потому, что онъ упростился; будучи издавна типомъ простымъ, начальнымъ, *Salicales* въ предѣлахъ своего типа проявляютъ, однако, еще большую жизнѣдѣтельность и живучесть.

Энглеръ ставитъ порядокъ *Salicales* въ своей системѣ непосредственно за порядкомъ *Piperales* на третье мѣсто, подчеркивая его филогенетическую обособленность. Вармингъ начинаетъ свою систему двудольныхъ съ *Salicales*, считая ихъ самыми просто устроенными покрытосѣменными. Ветштейнъ описываетъ *Salicales* послѣ *Juglandales* и оговаривается, что порядокъ этотъ стоитъ довольно изолированно въ системѣ и обнаруживаетъ лишь нѣкоторыя отношенія къ *Myricales* и *Juglandales*, а въ филогенетической схемѣ своей, какъ я указывалъ вамъ уже въ прошлый разъ, онъ ставитъ *Salicales*, подобно *Piperales*, совершенно особнякомъ въ системѣ и отводитъ имъ мѣсто въ концѣ *Monochlamydeae*, со знаками вопроса, считая при томъ же, что оба эти порядка неизвѣстнаго происхожденія (см. выше стр. 179).

Salicaceae (см. рис. 203 и 209)—это деревья или кустарники съ однополыми двудомными, анемофильными или энтомофильными весьма просто устроенными цвѣтами въ простыхъ сережчатыхъ соцвѣтіяхъ (см. рис. 203, а, б). Листья (с) простые, очередные, съ прилистниками. Околоцвѣтника нѣтъ, но вмѣсто него и въ мужскихъ, и въ женскихъ цвѣтахъ развивается особый дискъ, происхожденія, вѣроятно, стеблевого (выростъ цвѣточной оси) (см. рис. 207, 209, 4). Цвѣты сидятъ по одиночкѣ въ пазухѣ верхушечныхъ листьевъ — б (см. рис. 204). Тычинокъ въ мужскихъ цвѣткахъ отъ 2 до ∞ (рис. 204, 207, 209, 3). Пестикъ образованъ двумя боковыми плодолистиками, расположенными, слѣдовательно, по ту и другую сторону медианной плоскости. Завязь одногнѣздная съ многочисленными двупокровными постѣнно-расположенными сѣмяпочками (см. рис. 208, 209, 5). Плодъ — коробочка, вскрывающаяся двумя створками, заворачивающимися при

этомъ краями наружу (см. рис. 209, 6, 7). Сѣмена безбѣлковые, очень мелкія, съ хохолкомъ волосковъ, происходящихъ изъ халазы сѣмяпочки (см. рис. 202 и 209, 8).

Относительно раздѣльнополости *Salicaceae* слѣдуетъ замѣтить слѣдующее: въ огромномъ большинствѣ случаевъ



Рис. 203. Ива — *Salix Caprea* L.: а — вѣтвь съ мужскими сережками, б — вѣтвь съ женской сережкой, с — вѣтвь съ листьями.

растения эти двудомныя; но иногда, въ видѣ исключенія, появляются сережки одновременно съ мужскими и женскими цвѣтами (напримѣръ, у нѣкоторыхъ видовъ *Salix* — *S. babylonica*, *purpurea*, *fragilis* и др.), или иногда то плодолистики, то пылцелистики частично метаморфозируются въ данномъ цвѣткѣ въ органы противоположнаго пола, что можно наблюдать, напримѣръ, у видовъ ивъ изъ цикла *S. Caprea* (см. рис. 205, D) и что подало поводъ нѣкоторымъ морфологамъ (Döll, A. Braun) считать микро- и макроспоролистики *Salix*

icaceae за совершенно идентичные листовые органы и выставить предположеніе, что основной планъ строенія цвѣтовъ *Salicaceae* не можетъ быть сведенъ къ гермафродитному цвѣтку. Однако, двуполые цвѣты, найденные случайно Baill'емъ въ родѣ *Populus* и болѣе подробно описанные Heinrich'омъ у *Salix Caprea* L. (см. рис. 205, D), вмѣстѣ съ случаями нерѣдкаго нахожденія у нѣкоторыхъ вышеуказанныхъ видовъ ивъ двуполыхъ соцвѣтій, даетъ основаніе предполагать, что основной планъ цвѣтка *Salicaceae* двуполый, какъ можно его себѣ представить по прилагаемой діаграммѣ, составленной по Heinrich'у (см. рис. 205, D). Цвѣты *Salicaceae*, по изслѣдованіямъ Hegelmaier'a, залагаются уже въ іюлѣ мѣсяцѣ предшествующаго цвѣтенію года и, какъ извѣстно, распускаются ранней весной, б. ч. до полного распусканія листьевъ; у *Populus* (см. рис. 209) они вѣтроопыляемые, что выражается и въ соотвѣтствующихъ приспособленіяхъ цвѣточныхъ органовъ; у *Salix* (см. рис. 203) въ огромномъ большинствѣ случаевъ они насѣкомоопыляе-



Рис. 204. Цвѣты ивы — *Salix Caprea* L.: A — женскій цвѣтокъ съ покровнымъ листомъ, пестикомъ и дискомъ; B — мужской цвѣтокъ, съ двумя тычинками, покровнымъ листомъ и дискомъ.

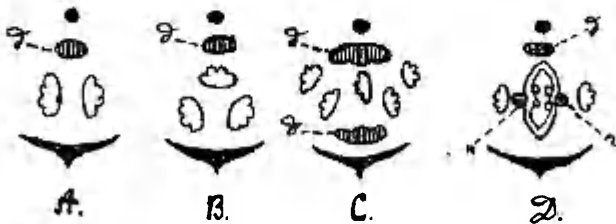


Рис. 205. Диаграммы цвѣтовъ ивъ: A — мужской цвѣтокъ *Salix Caprea* L., B — то же *Salix triandra* L., C — то же *Salix pentandra* L. (по Паксу), D — гермафродитный цвѣтокъ *Salix Caprea* L. (по Heinrich'у); d — дискъ, n — рыльце.

мые; только полярныя ивы, по предположенію Н. Müller'a, по всей вѣроятности, снова вернулись къ вѣтроопыляемости, вслѣдствіе малочисленности насѣкомыхъ, способствующихъ перекрестному опыленію, въ арктическихъ странахъ. У *Salicaceae*

въ мужскихъ цвѣтахъ имѣется разное количество тычинокъ, опредѣленное, однако, для разныхъ видовъ; у *Salix* (см. рис. 204, 205) ихъ бываетъ отъ 2 до 20, у *Populus* (см. рис. 206, 207, B, 209, 3) — отъ 4—30; у нѣкоторыхъ видовъ ивъ наблюдается срастаніе тычиночныхъ нитей между собою, проявляющееся уже въ болѣе молодыхъ стадіяхъ развитія цвѣтка; у большинства видовъ *Salix* 2 тычинки (см. рис. 204, 205, A); онѣ имѣютъ въ такомъ случаѣ боковое положеніе (см. рис. 205, A), аналогичное таковому же положенію плодолистиковъ



Рис. 206. Диаграмма мужского (F) и женского (G) цвѣтка осины — *Populus tremula* L. (по Паксу):
d — дискъ.

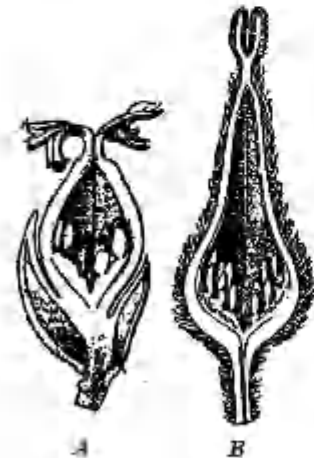
въ женскомъ цвѣткѣ, т. е. направо и налево отъ медіанной плоскости. Чѣмъ больше тычинокъ въ мужскихъ цвѣтахъ *Salix*'а и *Populus*'а, тѣмъ неопредѣленнѣе положеніе ихъ по отношенію къ покровному листу *b* и къ медіанной плоскости (см. рис. 205, B, C, 206, F, 209, 9). У ивъ (*Salix*) при болѣешемъ, чѣмъ двѣ, количествѣ тычинокъ, онѣ при развитіи цвѣтка закладываются и распускаются не одновременно, а именно — задняя тычинка опережаетъ въ своемъ развитіи постепенно слѣдующія переднія тычинки. Изъ этого факта Гегельмайеръ дѣлаетъ заключеніе, что у ивъ въ сущности имѣется одна всего тычинка, б. и. м. развѣтвленная, и что всѣ тычинки даннаго цвѣтка ивы соотвѣтствуютъ одной тычинкѣ *Populus*'а, у котораго обыкновенно тычинокъ много, и закладываются онѣ всѣ одновременно. Предположеніе это, однако, едва-ли основательно, ибо 1) изъ неодновременнаго заложенія одноименныхъ органовъ еще нельзя дѣлать заключенія о томъ, что мы имѣемъ здѣсь дѣло съ однимъ лишь постепенно развѣтвляющимся органомъ и 2) въ цвѣтахъ *Salix* вообще задняя ихъ часть опережаетъ часто въ развитіи своемъ переднюю часть, что ясно можно усмотрѣть изъ приложенныхъ трехъ диаграммъ *Salix*'овъ (см. рис. 205, A, B, C) и изъ неодинаковаго развитія у нихъ дисковидныхъ отростковъ (*d*) (у *S. Caprea* и *triandra*, напримѣръ, развитъ лишь задній отростокъ диска *d*, а у *S. pentandra* и задній и передній *d* и *d*, но задній сильнѣе). Въ мужскихъ цвѣтахъ

Salicaceae обыкновенно не наблюдается ни малѣйшаго зачатка женскаго органа, но наблюдается образованіе особаго диска (*d*), выроста цвѣтоложа, который у *Populus* сильно развитъ (см. рис. 207, *A*, *B* и 209, 3, 4, 5), имѣетъ видъ чаши, задній сегментъ которой обыкновенно развитъ слабѣе передняго (см. рис. 207, *B*, 208, *A* и 209, 3). У *Salix*'а дискъ этотъ редуцированъ до одной или двухъ железокъ, выдѣляющихъ медъ (нектарниковъ) (см. рис. 204, *A*, *B* и 205, *d*), расположенныхъ вдоль медианной плоскости, т. е. впереди и позади цвѣтка, причемъ, какъ уже сказано, задній отростокъ диска опережаетъ въ своемъ развитіи



A *B*

Рис. 207. Цвѣты тополя — *Populus nigra* L.: *A* — женскій цвѣтокъ, *B* — мужской цвѣтокъ.



A *B*

Рис. 208. Продольные разрѣзы пестиковъ: *A* — *Populus tremula* L., *B* — *Salix Caprea* L.

Populus'а б. и. м. разсѣченные (см. рис. 207, 209, 3, 4).

Изъ предыдущаго мы видимъ, что въ цвѣтахъ *Salicaceae*, и безъ того уже крайне просто устроенныхъ, наблюдаются различныя явленія сокращенія или атрофіи органовъ. Такъ какъ явленія эти указываютъ на

новѣйшія измѣненія въ организаціи основнаго плана цвѣтка *Salicaceae*, и такъ какъ они чаще наблюдаются въ цвѣтахъ *Salix*'а, чѣмъ *Populus*'а, то уже изъ этого можно заключить, что родъ *Populus* въ филогенетическомъ отношеніи древнѣе рода *Salix*, и что среди обширнаго рода *Salix* наиболѣе древніе типы должны характеризоваться бѣльшимъ и неопредѣленнымъ количествомъ тычинокъ (какъ у *Populus*). Предположеніе это подтверждается цѣлымъ рядомъ фактовъ, какъ біологическихъ, такъ и географическихъ и палеонтологическихъ. Родъ *Populus* приспособленъ къ опыленію при помощи вѣтра, а этотъ способъ опыленія въ общемъ болѣе древній, чѣмъ насѣкомоопыляемость, къ которой, несмотря на всю простоту своего строенія, цвѣты *Salix*'овъ приспособлены очень хорошо. Цвѣты ивъ собраны въ хорошо видимыя издали соцвѣтія, издають ароматъ, выделяютъ въ значительномъ количествѣ медъ; пыльца ихъ клейкая. Все это вмѣстѣ взятое, а равно и раннее весеннее цвѣтеніе ивъ, до распусканія ихъ листьвы, составляетъ хорошее приспособленіе къ насѣкомоопыляемости, и вотъ мы видимъ, что дѣйствительно, согласно наблюденіямъ Г. Мюллера, цвѣты ивъ посѣщаются весною болѣе чѣмъ 80-ю различными видами насѣкомыхъ, способствующихъ ихъ опыленію; среди нихъ встрѣчаются такіе хорошіе опылители, какъ земляныя и обыкновенныя пчелы, шмели и др. пчелиныя, бабочки и нѣкоторыя мухи. На крайнемъ сѣверѣ, гдѣ насѣкомыхъ мало, ивы, приспособляясь всѣмъ строеніемъ своимъ къ неблагоприятнымъ климатическимъ условіямъ полярныхъ странъ, образуя карликовыя растенія съ длиннымъ, ползущимъ подъ землею корневищемъ и боковыми вѣточками, достигающими едва нѣсколькихъ дюймовъ высоты надъ землею и заканчивающимися коротенькими мужскими или женскими сережками (*S. herbacea*, *polaris*, *reticulata*), вмѣстѣ съ тѣмъ снова, повидимому, приспособляются къ опыленію при помощи вѣтра.

Что родъ *Populus* (см. рис. 209) филогенетически древнѣе рода *Salix* (см. рис. 203), можно заключить изъ ихъ современнаго расчлененія и географическаго распространенія. Родъ *Populus* представленъ на земномъ шарѣ всего приблизительно 18—20 видами, распредѣляющимися въ 3 хорошо отграниченныя секціи. Виды его б. ч. тоже хорошо систематически отграничены, т. е. имѣють болѣе консервативную природу.

Populus распространенъ въ умеренномъ поясѣ Старого и Нового свѣта, совершенно отсутствуя въ арктической области, и наибольшее количество его видовъ сосредоточено нынѣ въ восточной Азійи и приатлантической части Сѣверной Америки, т. е. въ тѣхъ мѣстностяхъ земного шара, гдѣ вообще сохранились до нашихъ дней третичные типы растительнаго міра. Но въ ископаемомъ состояніи родъ *Populus* найденъ главнымъ образомъ въ арктическихъ странахъ, а также болѣе спорадически вездѣ въ Европѣ, Азійи и Сѣверной Америкѣ, въ третичныхъ отложенияхъ различнаго возраста, начиная, повидимому, съ эоцена, достигая максимума своего развитія въ миоценѣ и рѣдко встрѣчаясь въ плiocенѣ. Третичные виды этого рода весьма близки по своему строенію къ нынѣ живущимъ видамъ. Многочисленные остатки, близкіе къ *P. alba* и *P. tremula*, найдены были въ третичныхъ отложенияхъ арктическихъ странъ, въ отложенияхъ Европы и Сѣверной Америки.

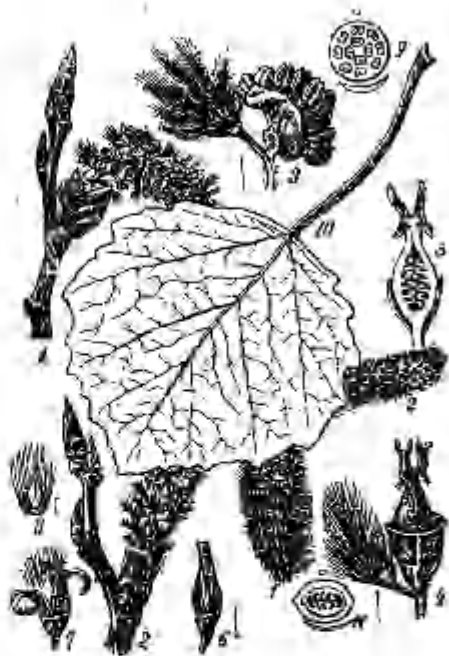


Рис. 209. Осина — *Populus tremula* L.: 1 — вѣтвь съ мужской сережкой, 2 — вѣтвь съ женской сережкой, 3 — мужской цвѣтокъ, 4 — женскій цвѣтокъ, 5 — женскій цвѣтокъ въ продольномъ разрѣзѣ, 6 — плодъ коробочка, 7 — разверзшаяся двумя створками коробочка, 8 — сѣмя въ продольномъ разрѣзѣ, 9 — диаграмма мужского цвѣтка, 10 — листь, 11 — диаграмма женскаго цвѣтка (по Wossidlo).

Въ тѣхъ же отложенияхъ найдены были весьма разнообразныя остатки полиморфнаго ископаемаго *P. mutabilis* Heer, морфологически близкаго къ нынѣ живущему на югѣ *P. euphratica* Oliv. Ископаемые виды изъ секціи *Balsamitae* найдены также главнымъ образомъ въ арктическихъ третичныхъ отложенияхъ Европы. Однимъ словомъ, въ третичный періодъ родъ *Populus* былъ болѣе полиморфенъ, чѣмъ нынѣ, виды его имѣли болѣе широкіе ареалы

географическаго распространенія и были гораздо дальше распространены на сѣверѣ, чѣмъ нынѣ, имѣя въ арктической области, гдѣ родъ этотъ въ настоящее время совсѣмъ отсутствуетъ, повидимому, главный центръ своего развитія.

Если мы перейдемъ къ аналогичному разсмотрѣнію рода *Salix*, то увидимъ, что родъ этотъ нынѣ насчитываетъ въ своемъ составѣ до 160 видовъ, т. е. почти въ 10 разъ больше, чѣмъ родъ *Populus*, и огромное количество формъ помѣсныхъ, причемъ образуются помѣси не только двойныя или тройныя, но даже удалось Вихурѣ, одному изъ лучшихъ знатоковъ этого труднаго полиморфнаго рода, наблюдать пятерныя и шестерныя помѣси. Разграниченіе видовъ рода *Salix* весьма затруднительно, вслѣдствіе крайней пластичности ихъ и способности образовывать помѣси. Изученіе видовъ рода *Salix* сдѣлалось спеціальностью особыхъ систематиковъ — саликологовъ, посвятившихъ изученію ихъ не мало времени (таковы, на примѣръ, Вихура, Виммеръ, Кернеръ, Андерсонъ, Теплоуховъ, Лакшевицъ и др.). На основаніи ихъ спеціальныхъ работъ можно разбить родъ этотъ на 15 секцій. *Salix*'ы главнымъ образомъ обитаютъ сѣверную умѣренную зону земного шара, и только сравнительно немногіе виды этого рода заходятъ въ страны субтропическія и тропическія. Въ сѣверной умѣренной полосѣ земного шара можно установить 4 главныхъ центра развитія современныхъ ивъ на землѣ, а именно: 1) мѣстности вокругъ Берингова моря, 2) центральная Европа, 3) Гималай и 4) притихоокеанская Сѣверная Америка. Отдѣльныя секціи этого рода приурочены къ отдѣльнымъ областямъ земного шара; такъ, на примѣръ, есть секціи арктическо-альпійскихъ видовъ, европейско-сибирскихъ видовъ или исключительно сѣверо-американскихъ видовъ. Нѣкоторыя секціи имѣютъ широкое географическое распространеніе въ умѣренной зонѣ Старога и Новаго свѣта, а тропическія ивы широко распространены подъ тропиками, встрѣчаясь въ Южной Америкѣ, на Капской землѣ, на Мадагаскарѣ и въ тропической Африкѣ.

Въ третичный періодъ родъ *Salix*, подобно роду *Populus*, былъ болѣе развитъ на сѣверѣ, и съ сѣвера, изъ арктической области, послѣдовало его постепенное распространеніе на югъ по материкамъ сѣвернаго полушарія; теперешнія

тропическія ивы были въ третичномъ періодѣ распростра-
нены гораздо сѣвернѣе, чѣмъ нынѣ. Остатки ивъ третич-
наго періода найдены въ третичныхъ отложеніяхъ разныхъ
возрастовъ, въ арктическихъ странахъ, въ Европѣ и въ Сѣ-
верной Америкѣ, и, подобно какъ и родъ *Populus*, они пре-
обладаютъ въ міоценовыхъ отложеніяхъ. Но что особенно
интересно, это то, что въ третичный періодъ, повидимому,
преобладали ивы съ бѣльшимъ количествомъ тычинокъ, наи-
болѣе родственныя съ современными тропическими формами,
которыя тоже отличаются отъ ивъ умѣреннаго пояса бѣль-
шимъ количествомъ тычинокъ.

Этотъ палеонтологическій фактъ вполне гармонируетъ
съ высказаннымъ выше предположеніемъ, что наиболѣе древ-
ними типами среди современныхъ *Salicaceae* надо считать
формы многотычинковыя, т. е. родъ *Populus* и формы ивъ,
характеризующія нынѣ тропическія страны. Но возникли и
родъ *Populus*, и многотычинковыя ивы на сѣверѣ, въ стра-
нахъ арктическихъ, и, распространяясь оттуда на югъ, по
мѣрѣ охлажденія, со временъ третичнаго періода, сѣвернаго
полюса, представители семейства *Salicaceae*, главнымъ обра-
зомъ рода *Salix*, претерпѣвали въ своемъ развитіи постепен-
ное упрощеніе цвѣтка, путемъ атрофіи тычинокъ, редукціи
диска, уменьшенія количества сѣмяпочекъ въ завязи и. т. д.
У рода *Salix* въ общемъ сѣмяпочекъ въ завязи меньше, чѣмъ
у *Populus*, а у *Salix incana* имѣется даже всего одна только
сѣмяпочка. Эти явленія упрощенія строенія цвѣтка ивовыхъ
въ теченіе исторіи ихъ развитія не подлежатъ сомнѣнію. Изъ
этихъ явленій можно, пожалуй, еще сдѣлать заключеніе, что
въ очень и очень отдаленное первобытное время цвѣты иво-
выхъ предковъ были двуполые, какъ и теперь изрѣдка на-
блюдается это, напримѣръ, у *Salix Caprea* или у нѣкоторыхъ
видовъ *Populus*'а. Но можно ли предположить, что предки
ивовыхъ имѣли цвѣты съ хорошо развитымъ околоцвѣтни-
комъ, приспособленные къ опыленію при помощи насѣкомыхъ,
что затѣмъ развился упрощенный беспокровный цвѣтокъ,
приспособленный къ вѣтроопыляемости (*Populus*), и, наконецъ,
какъ новѣйшее явленіе, появился снова приспособленный
къ насѣкомоопыляемости и еще болѣе простой цвѣтокъ *Salix*?
Можно ли дѣлать такія предположенія (а нѣкоторые си-
стематики — Арберъ и Паркинъ, напримѣръ, ихъ именно

и дѣлають)¹⁾? Мнѣ кажется, на этотъ вопросъ приходится отвѣтить отрицательно. Такія предположенія не опираются ни на какіе реальные факты и даже противорѣчатъ даннымъ палеонтологіи, которая въ этомъ случаѣ даетъ намъ довольно обильный матеріалъ для освѣщенія исторіи развитія семейства *Salicaceae*; палеонтологія показываетъ намъ, что и родъ *Populus*, и родъ *Salix* весьма древняго происхожденія. Уже въ древнѣйшія времена третичнаго періода были намѣчены не только оба рода этого семейства, но и современные основные ихъ типы. И въ теченіе всей длинной исторіи развитія *Salicaceae* они, повидимому, больше претерпѣли измѣненій въ ареалахъ своего распространенія, чѣмъ въ существенныхъ чертахъ морфологическаго строенія. Типъ *Salicaceae*, будучи уже выработанъ въ существенныхъ своихъ чертахъ съ начала кайнозоя, лишь постепенно мигрировалъ съ сѣвера на югъ, вымирая въ качествѣ болѣе архаическаго типа — *Populus* и далѣе развиваясь и приспосабливаясь къ существованію въ негостепріимныхъ сѣверныхъ странахъ, въ видѣ типа — *Salix*.

¹⁾ Въ 1906 году Хаіпе описалъ два новыхъ вида тополя изъ Индіи, изъ которыхъ одинъ имѣетъ нерѣдко цвѣты двуполые, въ родѣ встрѣчающихся изрѣдка вышеописанныхъ двуполыхъ цвѣтовъ *Salix Caprea*, и ясно развитой покровъ (періантъ). Не принялъ ли, однако, Хаіпе за періантъ особенно сильно разившійся здѣсь дискъ?

Лекція одиннадцатая.

Болотная мирта, грецкій орѣхъ и родственные имъ типы — *Myricales*, *Juglandales*, *Illiciales* и *Balanopsidales*.

У насъ, въ Россіи, на болотахъ подъ Петербургомъ, въ Финляндіи, въ приморской полосѣ Прибалтійскаго края, на Аландскихъ островахъ Балтійскаго моря, близъ Ревеля, Риги, на островѣ Эзелѣ растеть небольшой вѣтвистый кустарничекъ (см. рис. 210), вышиною въ $\frac{1}{2}$ — $1\frac{1}{2}$ метра, съ чернубурой корой и обратно-ланцетными, очередными, суженными при основаніи въ короткій черешокъ, а близъ верхушки крупно-пильчатыми листьями; листья эти сверху темно-зеленые, снизу блѣдные, толстоватые, полукожистые, покрыты короткимъ пушкомъ и усѣяны желтыми зернышками пахучей смолы, придающей зарослямъ этого кустарничка своеобразный, весьма пріятный смолистый аромат. Кустарничекъ этотъ называется *Myrica Gale* L. (восковникъ, болотная мирта). Цвѣтетъ онъ въ маѣ мѣсяцѣ, образуя на разныхъ экземплярахъ невзрачные цвѣты, собранные, какъ у ивы, въ мужскихъ (см. рис. 211, 1) или женскихъ (см. рис. 210) сережкахъ; гораздо рѣже можно найти на кустарничкѣ этомъ обоеполая соцвѣтія, внизу съ мужскими, наверху съ женскими цвѣтами. Все устройство цвѣтовъ этого кустарничка показываетъ, что они приспособлены къ опыленію при помощи вѣтра; особенно обнаруживается это изъ строенія двухъ длинныхъ нитевидныхъ рылецъ (см. рис. 211, 5 и рис. 212), далеко выдающихся изъ чешуевидныхъ кроющихъ листочковъ

женской сережки (см. рис. 210). *Myrica Gale* встрѣчается не только по побережью Балтійскаго моря; она имѣетъ весьма



Рис. 210. Болотная мирта — *Myrica Gale* L. Вѣтвь съ женскими соцвѣтіями, немного увеличена (по Энглеру).

широкое, почти циркумполярное географическое распространение по морскимъ побережьямъ. Въ западной Европы она растетъ по морскимъ болотамъ, начиная съ Біарицы и Байонны и далѣе на сѣверъ до южной Лапланди, очень распространена въ Англіи до 59° с. ш., встрѣчается въ сѣверной Германіи (Niederlausitz); затѣмъ, послѣ значительнаго перерыва на сѣверѣ, находимъ мы тотъ же самый кустарничекъ въ Восточной Сибири, въ Амурской области, на Камчаткѣ, на островѣ Сахалинѣ, и, наконецъ, онъ сильно распространенъ въ Сѣверной Америкѣ, отъ Ситхи черезъ Канаду до Лабрадора и Виргиніи. Кустарничекъ этотъ принадлежитъ къ небольшому семейству *Myricaceae*, состоящему изъ одного всего рода *Myrica*, заключающаго около 40 видовъ, распространенныхъ на Канарскихъ островахъ, въ Абиссиніи и южной Африкѣ, въ тропической и восточной Ази, въ Сѣверной Америкѣ, Вестъ-Индіи и въ Андахъ Южной Америки. Въ Европѣ единственнымъ представителемъ этого семейства является вышеописанная *Myrica Gale* L.

Такое географическое распространение по земному шару этого маленькаго растеньица, вмѣстѣ съ крайне простой организаціей его раздѣльнополыхъ, голыхъ, безъ вся-

каго слѣда покрововъ цвѣтовъ, уже само по себѣ указываетъ на то, что мы имѣемъ передъ собою типъ древній, нынѣ вымирающій, и предположеніе это подтверждается данными палеонтологии. Въ третичный періодъ въ Европѣ встрѣчалось очень много видовъ этого рода, представителей всѣхъ трехъ нынѣ различаемыхъ въ немъ подродовъ, и распространены были они, начиная съ Средиземноморской области Европы и до Замланда. Также многочисленные остатки этого рода найдены были въ третичныхъ отложеніяхъ Сѣверной Америки и Гренландіи. Замѣчательна еще слѣдующая подробность. Нынѣ живущіе виды рода *Myrica* группируются въ три подрода. Изъ этихъ трехъ подродовъ, подродъ *Morella* представленъ болѣе чѣмъ 30-ю видами, подроды же *Gale* и *Comptonia* монотипны; представителемъ подрода *Gale* является вышеописанная *Myrica Gale*,



а представителемъ подрода *Comptonia* является единственный видъ — *M. asplenifolia* (Banks) Baill. (см. рис. 213), распространенная въ Сѣверной Америкѣ, отъ Сѣверной Каролины до Саскачевана.

Рис. 211. Болотная мирта — *Myrica Gale* L.: фиг. 1 — вѣтвь съ мужскими соцветіями, немного увел.; фиг. 2 — мужской цвѣтокъ; фиг. 3 — тычинка, съ короткой нитью; фиг. 5 — плодъ съ смолистыми железками (а) и двумя крыловидными выростами, образованными боковыми прицвѣтниками женскаго цвѣтка; увел. (по Вармингу).

Обыкновенно принимается, что монотипные или олиготипные секции или подроды какого-либо рода, если при томъ же секции эти морфологически хорошо разграничены, представляютъ болѣе древніе типы даннаго рода, вымирающе, имѣвшие въ прежнія геологическія эпохи болѣе широкое географическое распространеніе по земному шару и представленные въ тѣ отдаленныя времена бѣльшимъ количествомъ видовъ, съ тѣхъ поръ окончательно вымершихъ. Это поло-

женіе хорошо иллюстрируется подро́домъ *Comptonia* рода *Myrica*. Единственный представитель этого подро́да — *M. asplenifolia*, ограниченная въ своемъ распространѣніи лишь Сѣверной Америкой, отличается отъ всѣхъ остальныхъ видовъ



Рис. 212. Женскій цвѣтокъ *Myrica Gale* L. въ продольномъ разрѣзѣ, съ кроющимъ листомъ и двумя прицвѣтниками (v) (по Энглеру).

этого рода своими перисторазрѣзными листьями; всѣ остальные мюрики имѣютъ листья цѣльные. Среди многочисленныхъ ископаемыхъ формъ этого рода очень часто встрѣчаются виды съ перисторазрѣзными листьями, и не только въ Сѣверной Америкѣ, но и въ другихъ странахъ; очень возможно, что типъ *Comptonia* былъ весьма сильно распространенъ въ Европѣ, такъ какъ, по мнѣнію Ш и м п е р а, многія палеонтологическія находки изъ третичныхъ отложеній Европы, которыя обыкновенно причисляются къ сем. *Proteaceae*, на самомъ дѣлѣ тоже относятся къ видамъ рода *Myrica*, къ почти совершенно

вымершему подро́ду *Comptonia*. Аналогично съ этимъ мы можемъ предположить, что и наша болотная мирта, *Myrica Gale*, есть единственный уцѣлѣвшій отъ окончательнаго вымиранія представитель когда то (въ третичную эпоху) болѣе широко распространенной группы *Gale* рода *Myrica*, да и самый типъ сем. *Myricaceae* есть остатокъ, пережитокъ древняго типа, игравшаго въ третичный періодъ, а вѣроятно, и ранѣе, въ мѣловую эпоху, гораздо болѣе крупную роль въ растительномъ покровѣ земного шара. Примитивный характеръ *Myricaceae* выражается какъ въ анатомическомъ строеніи коры и древесины ихъ стеблей, такъ и въ морфологическомъ устройствѣ ихъ цвѣтовъ.



Рис. 213. Женскій цвѣтокъ *Myrica asplenifolia* изъ подро́да *Comptonia*, въ продольномъ разрѣзѣ, съ кроющимъ листомъ и двумя прицвѣтниками (по Энглеру).

Современныя *Myricaceae* представляютъ кустарники или деревья съ очередными, простыми, перистонервными листьями, съ прилистниками или безъ оныхъ, снабженными желтыми смоляными ароматичными железками. Цвѣты ихъ собраны простыми сережками, раздѣльнополые, голые, сидятъ въ па-

зухахъ чешуевидныхъ верхнихъ листьевъ соцвѣтій. Мужской цвѣтокъ (см. рис. 211, 2) состоитъ изъ 4, 6 или 16 тычинокъ, съ короткими нитями (см. рис. 211, 3), безъ всякихъ признаковъ женскаго органа. Женскіе цвѣты (см. рис. 212, 213) состоятъ изъ двухъ сросшихся въ одну завязь плодолистиковъ, съ короткимъ столбикомъ и съ двумя длинными рыльцами, хорошо приспособленными къ вѣтровому опыленію. Завязь одногнѣздная съ одной всего прямой, прямостоячей сѣмяпочкой, находящейся у основанія завязи и имѣющей всего одинъ интегументъ. Обыкновенно у основанія завязи, сидящей въ пазухѣ кроющаго листа, находятся еще отъ 2 до 4, иногда и больше, стерильныхъ прицвѣтниковъ (см. рис. 212, в). Въ подроде *Comptonia* (см. рис. 213) въ пазухахъ двухъ такихъ прицвѣтниковъ, болѣе сильно развитыхъ, чѣмъ у другихъ видовъ рода *Myrica*, имѣются зачаточныя почки, состоящія изъ четырехъ чешуевидныхъ листочковъ; мы имѣемъ въ такомъ случаѣ здѣсь какъ бы зачаточный дихазій, столь характерный для соцвѣтій порядка *Fagales* сережкоцвѣтныхъ растений, къ разсмотрѣнію котораго мы перейдемъ на будущей лекціи. Но у *Myricaceae* настоящихъ дихазіальныхъ соцвѣтій еще не имѣется, и сережки ихъ б. ч. простыя, рѣже сложныя. Въ подроде *Gale*, у *M. Gale* боковые прицвѣтники женскаго цвѣтка (α и β) срастаются съ завязью и образуютъ на плодѣ крыловидные выросты (см. рис. 211, б), аналогичные таковымъ же выростамъ у *Pterocarya* изъ сем. *Juglandaceae*. Плодъ *Myricaceae* — костянка, сѣмя безбѣлковое, съ двумя крупными мясистыми сѣмядолями.

Семейство *Myricaceae* является единственнымъ семействомъ порядка *Myricales*; порядокъ этотъ, подобно ранѣе разсмотрѣннымъ порядкамъ *Verticillatae*, *Piperales* и *Salicales*, представленъ растениями съ весьма просто устроенными раздѣльнополыми и безпокровными цвѣтами, но онъ не занимаетъ столь обособленнаго мѣста въ системѣ, какъ предыдущіе три порядка. Морфологически онъ очень близокъ къ слѣдующему порядку — *Juglandales*, но, между прочимъ, отличается отъ него порогамнымъ, а не халазогамнымъ способомъ оплодотворенія. Хотя послѣдній признакъ и свидѣтельствуетъ, повидимому, о болѣе древнемъ характерѣ растений, но по морфологическимъ своимъ признакамъ *Juglandales* стоятъ выше *Myricales*, вотъ почему мы и начали раз-

смотрѣніе типичныхъ сережкоцвѣтныхъ растений съ *Myricales*. Впрочемъ, нѣкоторые авторы (напримѣръ, Вармингъ) считаютъ *Myricaceae* настолько близкими къ *Juglandaceae*, что объединяютъ ихъ въ одинъ порядокъ.

Порядокъ *Juglandales* содержитъ въ себѣ тоже только одно семейство *Juglandaceae*, заключающее, однако, 6 родовъ въ 33 видахъ; отъ *Myricales Juglandales* отличаются главнымъ образомъ халазогаміей, б. ч. цвѣтами однопокровными, гаплохламидными, а не голыми, и перистыми листьями. Весьма любопытно современное и бывшее въ третичную эпоху географическое распространеніе этихъ растений, изученное на основаніи многочисленныхъ, большей частью довольно хорошо опредѣлимыхъ ископаемыхъ остатковъ и свидѣтельствующее о глубокой древности семейства *Juglandaceae*. Какъ я уже только что сказалъ, семейство *Juglandaceae* заключаетъ въ себѣ 6 родовъ. Изъ нихъ монотипныхъ родовъ 2 (*Platycarya* и *Oreomunnea*). Одинъ родъ состоитъ изъ 3—4 видовъ (*Pterocarya*), и 3 рода представлены 7—10 видами (*Engelhardtia*, *Juglans* и *Carya*).

Географическое распространеніе этого семейства весьма характерно для такъ называемыхъ третичныхъ, вымирающихъ теперь на землѣ типовъ. Родъ *Juglans*, въ количествѣ 7—8 видовъ, встрѣчается въ умѣренномъ поясѣ сѣвернаго полушарія, а 1 видъ растетъ на Ямайкѣ. *Juglans regia* L. — грецкій орѣхъ (см. рис. 215) встрѣчается нынѣ дико въ Греціи, въ горахъ на высотѣ 650—1300 метровъ, далѣе въ Закавказьѣ, на Понтійскомъ хребтѣ между 400—1800 метрами, въ Арменіи, кое-гдѣ въ Белуджистанѣ; въ сѣверо-западномъ Гималаѣ, на высотѣ между 1000 и 2500 метрами, грецкій орѣхъ образуетъ огромные лѣса вмѣстѣ съ другими широколиственными и хвойными древесными породами; онъ произрастаетъ также въ восточномъ Гималаѣ и въ Бирмѣ; въ доисторическія времена грецкій орѣхъ въ дикомъ состояніи встрѣчался и въ западной части Средиземноморской области, такъ какъ онъ несомнѣнно найденъ въ четвертичныхъ туфахъ Прованса. Указать современный ареалъ географическаго распространенія *Juglans regia* въ дикомъ состояніи не всегда точно возможно, ибо дерево это культивируется вездѣ въ болѣе южныхъ частяхъ Европы, Кавказа и другихъ мѣстностяхъ и легко тамъ дичаетъ. Въ западной Европѣ

сѣверная граница культурнаго грецкаго орѣха достигаетъ 56° с. ш., на востокъ уже только 52° . Въ культурномъ видѣ дерево это очень варьируетъ; попадаются разновидности и формы его съ плакучими вѣтвями, съ листьями цѣльными и тройчатыми, съ округлыми листочками или съ листочками зазубренными, перисто-лопастными и перисто-разсѣченными; имѣются культурные сорта поздніе и ранніе, съ орѣхами крупными и мелкими, толстоскорлупчатыми и тонкоскорлупчатыми и т. д. Въ Сѣверной Америкѣ между штатами Массачузетъ и Флорида встрѣчается другой видъ грецкаго орѣха, близкій къ *J. regia* и ему корреспондирующій, — *J. nigra* L.

Оба эти вида грецкихъ орѣховъ имѣютъ сѣмена у основанія четырехлопастныя. Остальные виды этого рода имѣютъ сѣмена двулопастныя.

Они распространены такимъ образомъ: одинъ видъ въ Манчжуріи, другой въ Калифорніи и третій, корреспондирующій имъ видъ (*J. cinerea* L.) въ Сѣверной Америкѣ, отъ Канады до штата Георгіи.

Мы видимъ такимъ образомъ рядъ корреспондирующихъ формъ, имѣющихъ несомнѣнно общее происхождение. Такимъ же образомъ распространенъ въ палеарктической области и родъ *Pterocarya* (см. рис. 214); одинъ его видъ (*P. caucasica* С. А. Меу.) свойственъ западному Закавказью и Талышу, два вида встрѣчаются въ Японіи и одинъ видъ въ Китаѣ. Родъ *Engelhardtia* съ его 9 видами встрѣчается въ Остиндіи, на Индѣйскомъ архипелагѣ и въ южномъ Китаѣ. *E. spicata* Blume весьма часто встрѣчается вездѣ въ Гималаѣ, начиная съ сѣверо-западной его части, вдоль всего хребта, и доходитъ до Бирмы и Явы. Родъ *Carya* въ 10 видахъ попадаетъ въ Сѣверной Америкѣ, главнымъ образомъ въ приатлантическихъ



Рис. 214. Вѣтвь *Pterocarya caucasica* С. А. Меу. съ двумя мужскими и одной женской сережкой, уменьш. (по Lavallee).

штатахъ, монотипный родъ *Oreomunnea* свойственъ Центральной Америкѣ, а *Platycarya strobilacea* Sieb. et Zucc. встрѣчается въ Японіи и сѣверномъ Китаѣ. Все это крупныя вы-



Рис. 215. Грецкій орѣхъ — *Juglans regia* L.: 1 — цвѣтущая вѣтвь, а — мужская сережка, б — женскіе цвѣты; 2 — мужской цвѣтокъ съ простымъ чашечковиднымъ покровомъ (однопокровный цвѣтокъ), а — тычинка совнутри, б — тычинка сбоку; 3 — женский цвѣтокъ; 4 — женский цвѣтокъ въ продольномъ разрѣзѣ; 5 — плодъ въ продольномъ разрѣзѣ; 6 — сѣмя въ продольномъ разрѣзѣ (по Wossidlo).

сокія деревья съ крупными непарно-перистыми листьями безъ прилистниковъ (см. рис. 215, 1), содержащими въ изобилии ароматическія вещества. Плоды (см. рис. 215, 5, 6) — довольно крупныя зеленыя или черныя костянки или орѣхъ; цвѣты же мелкіе, однополые, однодомные въ сережкахъ (см. рис. 215, 1, а, б); растенія вѣтроопыляемые, отлично къ этому приспособленныя. Какъ видно изъ только что изложеннаго географическаго распространенія *Juglandaceae*, они имѣютъ характерное для третичныхъ типовъ географическое распространіе, встрѣчаясь въ болѣе теплыхъ стра-

нахъ умѣренной зоны сѣвернаго полушарія, съ наибольшимъ преобладаніемъ въ восточной Азіи и восточной приатлантической части Сѣверной Америки¹⁾; они совершенно отсут-

1) Въ восточной Азіи встрѣчаются 4 рода — *Platycarya*, *Engelhardtia*, *Pterocarya* и *Juglans*; въ Сѣверной Америкѣ мы находимъ два олиготипныхъ рода — *Juglans*, *Carya* и одинъ монотипный родъ въ Центральной Америкѣ — *Oreomunnea*. Гималаю свойственны роды *Engelhardtia* и *Juglans*.

ствуютъ, однако, такъ же какъ и нѣкоторыя другія подобныя семейства¹⁾, въ Передней Индіи, на Цейлонѣ, въ Африкѣ и на островахъ Тихаго Океана. Въ Европѣ въ настоящее время встрѣчается лишь *Juglans regia* (см. рис. 215), грецкій орѣхъ, да и то большей частью въ культурномъ состояніи. Однако, уже въ концѣ мѣлового періода и въ теченіе всего почти третичнаго періода Европа обладала многочисленными представителями семейства *Juglandaceae* и не только не уступала въ этомъ отношеніи теперешней восточной Азіи и Сѣверной Америкѣ, но, пожалуй, даже была богаче этими типами. Это доказывается вполне несомнѣнными и обильно встрѣчающимися палеонтологическими находками, не только отпечатками листьевъ, но и столь характерными для *Juglandaceae* плодами, смѣшать которые съ плодами другихъ растений невозможно. Многочисленныя палеонтологическія находки сем. *Juglandaceae* доказываютъ намъ, что семейство это существовало уже въ концѣ мѣлового періода; что оно было представлено сильнѣе теперешняго, но тѣми же типами, не только въ тѣхъ же родахъ, но и въ видахъ, близкихъ къ современнымъ; что оно было распространено гораздо далѣе на сѣверъ, чѣмъ нынѣ. Все это говоритъ и здѣсь, какъ по отношенію къ семействамъ *Myricaceae* или *Salicaceae*, что типы эти весьма древніе, что они съ древнѣйшихъ временъ измѣнились очень мало и въ настоящее время вымираютъ на земномъ шарѣ. Эти палеонтологическія данныя совершенно не говорятъ въ пользу тѣхъ ботаниковъ, которые въ такихъ типахъ, какъ *Myricales*, *Juglandales*, *Salicales* и другихъ простѣйшихъ безпокрывныхъ или однопокрывныхъ растенійхъ, приспособленныхъ частью или полностью къ вѣтровому опыленію, хотятъ видѣть не простыя начальныя формы, а формы производныя, упрощенныя; эти ботаники, съ Hallier'омъ во главѣ, пытаются доказать, что современныя *Monochlamydeae*, приспособленныя къ вѣтровому опыленію, произошли отъ такихъ цвѣтковыхъ растений, которыя опылялись при помощи насѣкомыхъ и которыя имѣли б. и. м. развитой цвѣточный покровъ; затѣмъ они постепенно перешли къ вѣтровому опыленію, и покровъ ихъ атрофировался совершенно или редуцировался до незначительнаго чашечковиднаго покрова разныхъ типовъ однопокрыв-

1) См. A. Engler. *Entwicklungsgeschichte der Pflanzenwelt*. II, S. 328.

ныхъ растений. Но если бы эта гипотеза была справедлива, а въ пользу нея среди разбираемыхъ типовъ можно привести очень небольшое количество доказательствъ сравнительно-морфологическаго свойства, то тогда мы въ ископаемомъ состояніи должны были бы найти такіе болѣе полно-развитые цвѣты сем. *Salicaceae*, *Myricaceae*, *Juglandaceae*, отъ которыхъ, какъ типы производные, атрофированные, произошли современные безпокровныя или однопокровныя *Salicaceae*, *Myricaceae*, *Juglandaceae*. Цвѣтковые растенія вообще появляются лишь въ концѣ мѣловой періода и главнаго развитія своего достигаютъ въ третичный періодъ. И вотъ въ это раннее для цвѣтковыхъ растений время мы видѣли, что такія растенія, какъ *Salicaceae*, *Myricaceae*, *Juglandaceae*, существовали уже въ третичномъ періодѣ въ типахъ весьма близкихъ къ современнымъ типамъ, только въ иныхъ географическихъ ареалахъ и б. ч. болѣе богато представленные. Мнѣ кажется, что эти палеонтологическія данныя безусловно подтверждаютъ мнѣніе, что изучаемыя простѣйшія покрытосѣменные не только простѣйшія, но и примитивнѣйшія, филогенетически начальныя формы, а не упрощившіяся, какъ думаютъ Hallier, Arber, Parkin и др.

Въ пользу того, что вѣтроопыляемыя сережкоцвѣтныя растенія появились какъ таковыя, а не какъ производныя прежнихъ насѣкомоопыляемыхъ, говоритъ и тотъ фактъ, что, какъ показали палеонтологическія данныя, къ началу появленія на земномъ шарѣ цвѣтковыхъ растений міръ насѣкомыхъ еще былъ развитъ весьма слабо, и онъ сразу быстро сталъ развиваться одновременно съ развитіемъ цвѣтковыхъ растений и ихъ характернаго органа — полнаго цвѣтка, приспособленнаго къ энтомофиіи, а не анемофиіи. Впервые цвѣтковые растенія появляются въ мѣловую эпоху. Изъ этой эпохи еще не извѣстны насѣкомыя, посѣщавшія цвѣты, значитъ, первыя цвѣтковые должны были быть по преимуществу вѣтроопыляемыя. Въ юрскую эпоху, предшествовавшую эпохѣ мѣловой, существовали, напримѣръ, бабочки, но только такія формы (*Palaeontinidae*), которыя не имѣли еще хоботка и не посѣщали цвѣтовъ. Двукрылыя насѣкомыя представлены были богато въ юрѣ, но только *Orthorrhapha* (*Tipulidae*, *Bibionidae*, *Empidae* и др.), которыя не сосутъ меда или сосутъ его крайне рѣдко. Семейство

Nemestrinidae, большинство теперешнихъ представителей которыхъ сосутъ медь, представлено было въ юрѣ такими формами, которыя имѣли очень коротенькій хоботокъ, т. е. опять таки не приспособленными къ посѣщенію цвѣтовъ. Изъ *Hymenoptera* въ юрѣ находились только *Piricidae* и *Ichneumonidae*, съ короткими жующими ротовыми органами. Изъ мѣлового періода извѣстно немного насѣкомыхъ; но въ теченіе третичнаго періода попадаютъ уже всѣ нынѣ живущія крупныя группы; почти всѣ семейства и многочисленныя формы, посѣщавшія цвѣты, уже опредѣлились. Но рука объ руку съ развитіемъ міра насѣкомыхъ въ третичную эпоху шло и развитіе цвѣтка и цвѣтковыхъ растений. Мы знаемъ уже къ началу третичнаго періода не мало цвѣтковыхъ растений, б. и. м. близкихъ къ современнымъ и приспособленныхъ къ насѣкомоопыляемости; но мы видѣли и въ началѣ третичнаго періода типы вѣтроопыляемые, притомъ же весьма близкіе къ современнымъ. Эти типы, на мой взглядъ, всегда и были вѣтроопыляемыми, съ простыми ахламидными или гохламидными цвѣтами; сюда же относятся и ископаемыя *Juglandaceae*.

Въ міоценовый періодъ *Juglandaceae*, какъ я уже сказалъ выше, были распространены гораздо дальше на сѣверъ, чѣмъ нынѣ. Такъ, ископаемый *J. acuminata* A. Br. и п., весьма близкій къ современному *J. regia*, былъ найденъ въ міоценовыхъ отложеніяхъ Италіи, Венгріи и на сѣверѣ до Гренландіи, а также встрѣчался на Сахалинѣ и въ Аляскѣ. Въ третичный періодъ въ Европѣ существовали виды, весьма близкіе къ современнымъ американскимъ видамъ. Плоды *J. tephrodes* U. p. g., найденные въ верхне-третичныхъ отложеніяхъ Флоренціи и Фейстрица, а также плоды *J. Goeperti* Ludw. и *J. quadrangula* Ludw. изъ бурыхъ углей Веттерау едва отличимы отъ плодовъ американскаго *J. cinerea*; съ другой стороны *J. nux taurinensis* Br. и п. g., изъ міоценовыхъ отложеній Val d'Агпо и Турина, очень близокъ къ американскому *J. nigra*. Въ Европѣ въ третичный періодъ существовали многіе виды рода *Carya*, который нынѣ встрѣчается лишь въ Америкѣ. Такъ, *C. ventricosa* Br. и п. g. и *C. acuminata* Ludw. изъ буроугольныхъ отложеній Веттерау, равно *C. costata* U. p. g., мало отличаются отъ живущей теперь въ Сѣверной Америкѣ *C. myristicaeformis* Nutt., а ископаемая *C. elaeoides*

(Ung.) Heer и *C. Schweiggeri* (Göpp.) Heer приближаются къ современной американской *C. olivaeformis* Nutt. Нерѣдко находимы были въ средне-миоценовыхъ отложеніяхъ Европы отпечатки листьевъ *Pterocarya*, почти идентичныхъ съ листьями живущей нынѣ лишь въ Закавказьѣ *Pterocarya fraxinifolia* Sprach (= *Pt. caucasica* C. A. Mey.). Въ третичныхъ отложеніяхъ Армисана, Соцки, Радобоя, Леобена и др. найдены листья и плоды *Engelhardtia decora* Sap. и *E. Brongni-*

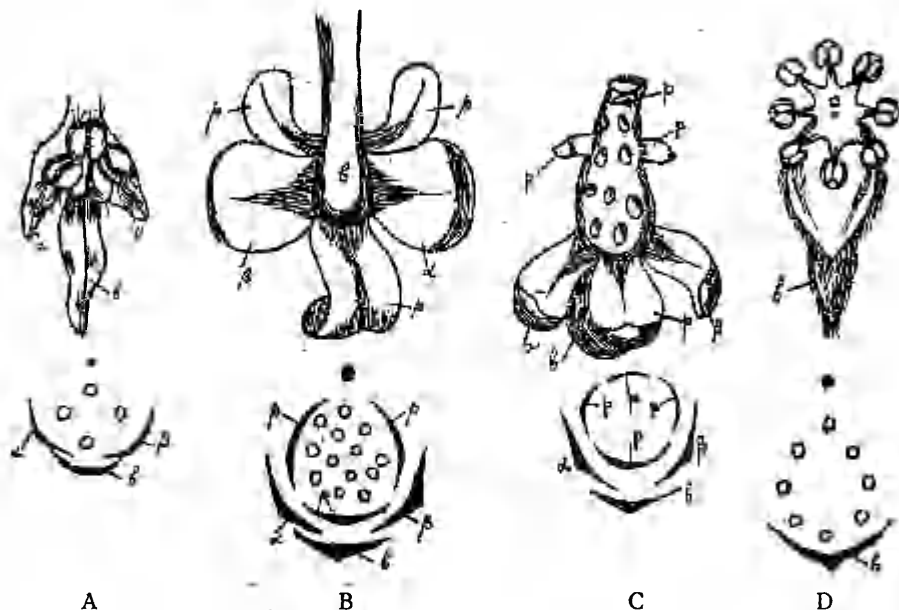


Рис. 216. Мужскіе цвѣты *Juglandaceae* и ихъ диаграммы: А — *Carya alba* Nutt., В — *Juglans regia* L., С — *Pterocarya fraxinifolia* (Lam.) Sprach, D — *Platycarya strobilacea* S. et Z.; b — кроющій листъ, α, β — прицвѣтники, p, p, p — листья околоцвѣтника (по Эйхлеру и Казиміру де Кандоллю).

arti Sap., весьма близкихъ къ живущей нынѣ на Явѣ и Суматрѣ *E. serrata* Bl. Наконецъ, надо указать еще на то, что современный *Juglans regia* L. существовалъ въ Европѣ уже въ третичномъ періодѣ. По крайней мѣрѣ, найденныя близъ Велички остатки *J. salinarum* (Steinb.) Унг. ничѣмъ не отличаются отъ нынѣ живущаго грецкаго орѣха, а въ четвертичныхъ туфахъ Прованса найдены несомнѣнные остатки послѣдняго, что заставляетъ насъ заключить, что *J. regia* пережилъ ледниковую эпоху по ту сторону Альпъ и никогда не исчезалъ окончательно изъ предѣловъ Средиземноморской области.

Цвѣты *Juglandaceae*, какъ сказано, раздѣльнополые, од-
нодомные; но здѣсь можно уже доказать, что цвѣты ихъ
раздѣльнополы вторично, ибо ихъ раздѣльнополость сводится
къ атрофіи одного изъ половыхъ органовъ. Это особенно
ясно видно изъ строенія мужского цвѣтка, въ которомъ
иногда встрѣчается атрофированный пестикъ. Цвѣты б. ч.
однопокровные. Мужскіе цвѣты (см. рис. 216 и 217) сидятъ
въ пазухѣ кроющаго листа (*b*) сережки и имѣютъ обыкно-
венно еще два боковыхъ прицвѣтника (α и β), а кромѣ того
въ типѣ 4 листа околоцвѣтника (*p, p*)¹⁾. Всѣ эти органы
чешуйчатые и срастаются
между собою основаніями
(см. рис. 217, *C*). Тычинокъ
отъ 3—40 въ двухъ или
многихъ кругахъ, но безъ
опредѣленнаго порядка.
Тычинковыя нити короткія
(см. рис. 215, 2, *a, b*, 217, *C*).

Въ женскихъ цвѣтахъ
(см. рис. 218, 219 и 220) мы
имѣемъ б. ч. тоже, кромѣ
кроющаго листа (*b*), два бо-
ковыхъ прицвѣтника (α, β),
обрастающихъ нижнюю за-
вязь; цвѣточный покровъ
(*p, p*) четырехчленный, надпестичный, сростнолистный, крайне
слабо развитый. Плодолистиковъ два, расположенныхъ ме-
дианно или трансверзально; завязь одногнѣздная (см. рис.
215, 4), съ одной основною, прямою и прямостоячею сѣмя-
почкою, покрытою однимъ всего интегументомъ, такъ же какъ и у *Myricaceae*.

Вообще, цвѣты и соцвѣтія *Juglandaceae* построены еще
очень просто и, по своему строенію, очень приближаются
къ цвѣтамъ *Myricaceae*. Но все же они, сохраняя въ общемъ
тотъ же типъ, однако, ушли дальше послѣднихъ по пути эво-
люціи, что выражается присутствіемъ здѣсь околоцвѣтника

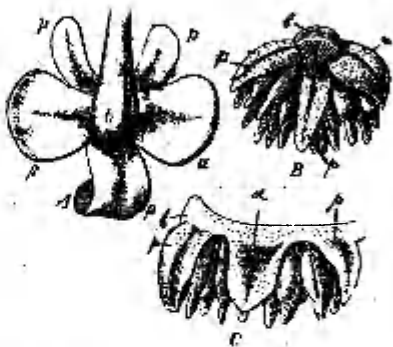


Рис. 217. Мужской цвѣтокъ *Juglans regia* L.: *A* — снаружи, *B* — спереди, *C* —
сбоку; *b* — кроющій листъ, α, β — при-
цвѣтники, *p, p, p* — листья околоцвѣт-
ника (по Эйхлеру и Nees).

1) Впрочемъ, число листьевъ околоцвѣтника весьма непостоянно, какъ
показываютъ прилагаемая рисунки и діаграммы (см. рис. 216). Иногда ихъ
бываетъ даже пять, иногда 1—3 листа околоцвѣтника б. и. м. атрофиру-
ются (*B*), иногда и всѣ 4 (*A, D*).

въ мужскихъ и женскихъ цвѣтахъ, присутствіемъ въ мужскихъ цвѣтахъ атрофированнаго или зачаточнаго пестика и,



Рис. 218. Два женскихъ цвѣтка *Juglans regia* L. на вершинѣ облиственной вѣтви текущаго вегетационнаго года съ развернувшимися рыльцами, цвѣточнымъ покровомъ и сросшимися между собою прилистниками (по Эйхлеру и Nees).

главное, нижней завязью и срастаніемъ листовыхъ органовъ между собою. Но способъ оплодотворенія *Juglandaceae* указываетъ на очень еще низкую ихъ организацію. Навашинымъ обнаружена у изслѣдованныхъ имъ *Juglandaceae* халазогамія, тогда какъ *Myricaceae*, несомнѣнно, порогамины. Всѣмъ ли *Juglandaceae* свойственъ эндотропный



Рис. 219. Молодой женскій цвѣтокъ *Juglans regia* L.: *b* — кроющій листь, *a* и *β* — прицвѣтники, вполне срастающіеся между собою и обрастающіе нижнюю завязь, *p* — 4 листа околоцвѣтника, у основанія сросшіеся между собою, *g* — два неразвернувшихъ еще рыльца (по Эйхлеру и Nees).

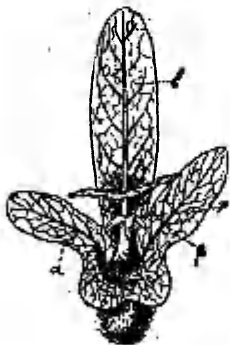


Рис. 220. Женскій цвѣтокъ *Engelhardtia spicata* V.: *b* — кроющій листь, *a* и *β* — прицвѣтники, *p* — 4 листа околоцвѣтника, основаніями сросшіеся между собою (по Казиміру де Кандоллю и Эйхлеру).

ростъ пыльцевой трубочки — это еще не выяснено окончательно, но онъ несомнѣнно обнаруженъ у тѣхъ видовъ, которые на этотъ счетъ подвергались изслѣдованію. На весьма низкую ступень организаціи *Juglandaceae* указываетъ также неопредѣленное количество тычинокъ въ мужскихъ цвѣткахъ (см. рис. 217 и 216), ихъ беспорядочное положеніе въ цвѣткѣ и короткія неразвитыя нити тычинокъ. Интересно, что въ мужскихъ сережкахъ *Juglandaceae* у нижнихъ цвѣтовъ бываетъ часто въ 2—3 раза больше тычинокъ, чѣмъ у верхнихъ; настолько непостояненъ здѣсь еще андроцей.

Juglandaceae съ одной стороны весьма близки къ *Myricaceae*, съ другой стороны, по строенію цвѣтовъ, они приближаются также къ *Fagales*, которыя представляютъ, повидимому, еще болѣе развитой типъ, но того же характера. Филогенетическое родство и при томъ же

именно въ нижеуказанномъ направленіи для этихъ трехъ порядковъ весьма вѣроятно:

? ————— *Myricales* ————— *Juglandales* ————— *Fagales*.

Нѣкоторые авторы сближаютъ *Juglandaceae* съ семействами *Anacardiaceae* или *Terebinthaceae*, но Энглеръ категорически высказывается противъ этого, ибо, по его мнѣнію, *Juglandaceae*, во всѣхъ существенныхъ своихъ признакахъ, какъ въ строеніи цвѣтовъ, такъ и въ анатомическомъ устройствѣ стеблей, положительно ничего общаго съ *Anacardiaceae* не имѣютъ.

На этомъ вопросѣ намъ надо остановиться, однако, немного подробнѣ сейчасъ же, ибо, благодаря изслѣдованіямъ Галлѣе, вопросъ этотъ въ послѣдніе годы пріобрѣлъ особое общее значеніе въ систематикѣ двудольныхъ растений. Я уже нѣсколько разъ вскользь указывалъ вамъ въ теченіе этихъ лекцій, что нѣкоторые ботаники стараются доказать, что современные безпокровныя или однопокровныя растения пріобрѣли простоту строенія своихъ цвѣтовъ путемъ атрофіи частей околоцвѣтника, отчасти тычинокъ, приспособляясь къ вѣтроопыляемости, но что филогенетически эти простые типы развились изъ типовъ болѣе сложныхъ, опылявшихся нѣкогда насѣкомыми, имѣвшихъ развитой ациклическій околоцвѣтникъ, неопредѣленное количество покроволистиковъ и тычинокъ, неопредѣленное количество пестиковъ и апокарпическій гинецей. Такой сравнительно высоко организованный типъ цвѣтка вамъ долженъ быть хорошо извѣстенъ даже изъ общаго курса ботаники. Мы встрѣчаемъ его среди семейства *Ranunculaceae* и вообще въ цѣломъ рядѣ семействъ порядковъ *Anonales* и *Ranales*. Особенно хорошо выражень этотъ начальный типъ цвѣтка въ семействахъ *Magnoliaceae* (см. рис. 221), *Anonaceae*, *Nymphaeaceae* (см. рис. 101, на стр. 101).

Такъ вотъ, по мнѣнію цѣлага ряда ботаниковъ, во главѣ которыхъ стоитъ нынѣ Галлѣе, прототипомъ первобытнаго цвѣтка является, именно, цвѣтокъ *Magnoliaceae*, *Nymphaeaceae*, *Ranunculaceae* и другихъ *Ranales* или *Polycarpicae*. Изъ этого то первоначальнаго типа многочисленныхъ б. и. м. ациклическихъ насѣкомоопыляемыхъ цвѣтовъ, по мнѣнію Галлѣе, и развились всѣ нынѣ сущестующіе цвѣты, какъ двудольныхъ, такъ и однодольныхъ растений, причемъ циклическіе цвѣты двупокровныхъ свободнолепестныхъ, а за ними сростнолепест-

ныхъ двудольныхъ растений, приспособленные къ перекрестному опыленію при помощи насѣкомыхъ, развились изъ типа *Polycarpicae* прогрессивнымъ путемъ; растения же съ цвѣтами маленькими, невзрачными, однопокровными или безпокровными, голыми, часто раздѣльнополыми и даже двудомными, подобныя тѣмъ, которыя мы видѣли на послѣднихъ лекціяхъ въ сем. *Casuarinaceae*, *Salicaceae*, *Piperaceae*, *Myricaceae*, *Juglandaceae* и др., по мнѣнію Галлѣе, развились тоже изъ типа

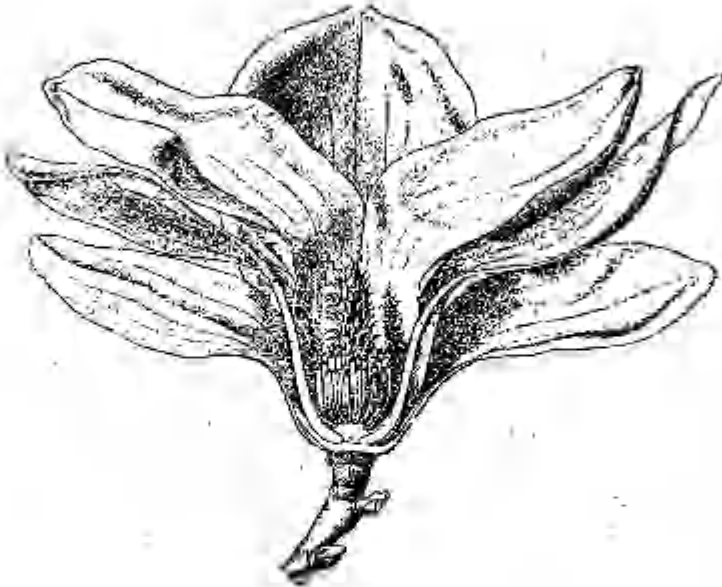


Рис. 221. Продольный разрѣзъ черезъ цвѣтокъ *Magnolia Presia* Correa (по Веттштейну): цвѣтокъ ациклическій съ неопредѣленнымъ количествомъ покрововъ, тычинокъ и плодоложковъ.

Polycarpicae или *Ranales*, но путемъ регрессивнымъ, путемъ цѣлаго ряда атрофіи цвѣтковыхъ органовъ (покрововъ, тычинокъ, плодоложковъ), и такимъ то образомъ и получились на земномъ шарѣ, по мнѣнію Галлѣе, всѣ нынѣ существующія *Monochlamydeae* или простѣйшія цвѣтковые растения. По Галлѣе, цвѣтковые растения однопокровныя и безпокровныя не первоначально простѣйшіе, а позднѣйшіе типы, упростившіяся растения, упростившія строение своихъ цвѣтковъ вслѣдствіе приспособленія къ вѣтроопыляемости. По мнѣнію Галлѣе, древнѣйшія покрытосѣменные растения были сразу растениями насѣкомоопыляемыми, а вѣтроопыляе-

мость и связанная съ ней простота строения такихъ мелкихъ невзрачныхъ цвѣточковъ, какъ это мы видѣли у изученныхъ уже порядковъ цвѣтковыхъ растений, есть явление вторичное. Всѣ покрытосѣменные растения Галлѣе дѣлитъ на двѣ боль-



Рис. 222. *Rodgersia tabularis* Комаров — одинъ изъ древнѣйшихъ типовъ сем. *Saxifragaceae*, растущий въ Манчжуріи (по фотографіи П. П. Попова съ растенія, выращеннаго Я. Я. Мушинскимъ изъ сѣмянъ В. Л. Комарова въ Юрьевскомъ Ботаническомъ Саду).

шихъ группы, на *Proterogenen* или первичныя покрытосѣменные (первичнородныя), которыя онъ филогенетически выводитъ изъ *Magnoliaceae*, а эти послѣднія ведетъ отъ ископаемыхъ голосѣменныхъ — *Bennettitales*, и на *Saxifragenen* или саксифраговыя покрытосѣменные (саксифрагородныя), исходнымъ типомъ которыхъ является семейство *Saxifragaceae*

(см. рис. 222). Типъ же *Saxifragaceae* ведется имъ или прямо отъ *Magnoliaceae*, или отъ *Magnoliaceae* черезъ *Hamamelidaceae*. Однодольныя растения Галлѣ производитъ также отъ *Polycar-*



Рис. 223. *Juliania amplifolia* (по Hemsley): вѣтка съ полурѣзными плодами.

pricae или отъ своихъ *Proterogenen*, и именно — отъ семейства *Berberidaceae*. Галлѣ развиваетъ эти свои мысли въ цѣломъ рядѣ работъ и постоянно передѣлываетъ установленную имъ филогенетическую систему покрытосѣменныхъ растений. Нельзя ему это поставить въ упрекъ, ибо, конечно, какъ я говорилъ вамъ еще на первыхъ лекціяхъ, филогенетическая система растительнаго царства далеко еще не выработана.

Не вдаваясь въ разборъ различныхъ видоизмѣненій системы Галлѣ, равно какъ и въ кри-

тику его основныхъ воззрѣній, мы сегодня остановимся лишь на вопросѣ о происхожденіи сережкоцвѣтныхъ растений, по Галлѣ, и въ частности на вопросѣ о положеніи въ системѣ порядка *Juglandales*.

Въ тропической Америкѣ водятся кустарники и небольшія деревья, весьма любопытные въ смыслѣ выясненія во-

проса о происхожденіи сережкоцвѣтныхъ растений и изученные сравнительно недавно. Эти деревья объединяются нынѣ въ семейство *Julianiaceae*. Къ этому семейству принадлежатъ всего два рода — *Juliania* (4 вида) (см. рис. 223), произрастающая въ Мексикѣ, и монотипный родъ *Orthopterigium* — въ Перу. По смолянымъ ходамъ въ сердцевинѣ и корѣ, семейство это сближается съ *Terebinthales*, по всему же морфологическому строенію маленькое семейство это ближе всего стоитъ, повидимому, къ *Juglandaceae*. Энглеръ въ послѣднее время выдѣляетъ семейство *Julianiaceae* въ особый порядокъ *Jullaniales* и ставитъ порядокъ этотъ въ системѣ между *Juglandales* и *Fagales*. Послѣднія, какъ мы увидимъ на слѣдующей лекціи, представляютъ высшій типъ сережкоцвѣтныхъ растений, приспособленныхъ къ опыленію при помощи вѣтра. Веттштейнъ причисляетъ семейство



Рис. 224. Мужской цвѣтокъ *Juliania adstringens* Schl. (по Hemsley).



Рис. 225. *Juliania amplifolia* (по Hemsley). Верхняя часть полузрѣлаго плода съ свободными концами мисолокаральныхъ прицвѣтниковъ и остатками рыльца.

Julianiaceae прямо къ порядку *Juglandales*, но при этомъ замѣчаетъ, что упомянутая особенность въ анатомическомъ строеніи *Julianiaceae*, т. е. присутствіе смоляныхъ ходовъ въ сердцевинѣ и корѣ, интересна, какъ указаніе на генетическое отношеніе *Terebinthales* къ *Juglandales*. Мы видѣли уже выше, что Энглеръ категорически высказывается противъ какого-либо родства *Juglandaceae* съ *Terebinthaceae*.

Вкратцѣ, морфологическія особенности *Julianiaceae* слѣдующія (см. рис. 223): растенія двудомныя, мужскіе цвѣтки (см. рис. 224) съ околоцвѣтникомъ, въ многоцвѣтковыхъ, метельчатыхъ соцвѣтіяхъ. Женскіе цвѣты безъ околоцвѣтника, по одиночкѣ или въ 2—4 цвѣтковыхъ дихазіяхъ; во всѣхъ случаяхъ женскіе цвѣты одѣты оболочкою въ видѣ плюски, состоящею изъ прицвѣтниковъ (см. рис. 223 и 225). Сѣмяпочка согнута съ obturator'омъ на сѣмяножкѣ (см. рис. 226). Три лопасти рыльца. Орѣшкови́дные плоды по одиночкѣ или по нѣсколько въ соплодіяхъ (см. рис. 227), совер-

ненно или отчасти заключены въ плюску. Плюска часто сплюснута и служить для полета.

Уже это краткое описаніе семейства *Julianiaceae*, заимствованное у Веттштейна, мало, однако, говорить въ пользу причисленія семейства этого къ порядку *Juglandales*. Если въ семействѣ *Julianiaceae* и есть черты строенія, общія съ *Juglandales*, то, пожалуй, ихъ еще больше съ *Fagales*, и поэтому я не могу согласиться съ Веттштейномъ, причисляющимъ *Julianiaceae* къ порядку *Juglandales*. Скорѣе можно согласиться съ Энглеромъ, который, выдѣляя *Julianiaceae* въ особый порядокъ, ставитъ его между *Juglandales* и *Fagales*.



Рис. 226. Сѣмяпочка *Juliania adstringens* съ obturator'омъ (по Hemslery).

Julianiaceae были предметомъ особаго тщательнаго изученія со стороны Галлье, который написалъ о нихъ въ 1908 г. работу: „Ueber *Juliania*, eine *Terebinthaceen*-Gattung mit Cupula, und die wahren Stammeltern der Katzchenblüter“. Въ этой своей работѣ Hallier относитъ *Julianiaceae* къ семейству *Terebinthaceae*, и къ этому же семейству причисляетъ онъ и всѣ *Juglandaceae*. Семейство *Terebinthaceae* Галлье филогенетически выводитъ черезъ *Rutaceae* отъ *Saxifragaceae* (черезъ *Brexieae*), а *Saxifragaceae*, какъ мы уже видѣли, ведетъ филогенетически непосредственно или посредственно черезъ *Hamamelidaceae* отъ *Magnoliaceae*.

Съ другой стороны Галлье возстановляетъ старинную группу *Amentaceae*, причисляя къ ней *Quercineae*, *Myricaceae*, *Coryleae*, *Cassuarineae* и *Betuleae*, и разсматриваетъ *Amentaceae*, вмѣстѣ съ *Aceraceae* и *Urticaceae*, какъ упрощенныя *Terebinthaceae*, у которыхъ плоды и цвѣты построены по типу послѣднихъ, но сильно редуцированы.

Для установленія этой точки зрѣнія Галлье пользуется родомъ *Juliania*, сближая его съ одной стороны съ родомъ *Juglans*, съ другой — съ родомъ *Pistacia* изъ семейства *Tere-*



Рис. 227. Зрѣлое соплодіе *Juliania amplifolia* (по Hemslery).

binthaceae (*Anacardiaceae*). *Pistacia*, дѣйствительно, представляетъ довольно упрощенный типъ семейства *Terebinthaceae*, но отнесеніе родовъ *Juliania* и *Juglans* къ семейству *Terebinthaceae* нельзя назвать удачнымъ со стороны Hallier. Мысль эта не нова; она высказывалась еще тогда, когда сама *Juliania* была очень мало извѣстна; Эйхлеръ еще въ 1878 г. протестовалъ, однако, противъ сближенія *Juglandaceae* съ *Terebinthaceae*. Въ своихъ „Blütendiagramme“ Эйхлеръ въ 1878 году говоритъ: „Редуцированное строеніе *Pistacia*, какъ извѣстно, было однимъ изъ главнѣйшихъ основаній сближенія *Anacardiaceae* съ *Juglandaceae*. Но сходство здѣсь только кажущееся; существенныя разницы между этими двумя семействами не сомнѣнны, въ особенности въ строеніи завязи и сѣмяпочки“.

Лотси, критически разбирая взглядъ Hallier на происхожденіе сережкоцвѣтныхъ отъ *Terebinthaceae* при посредствѣ *Juliania*, положительно отказывается признать доводы Hallier въ данномъ случаѣ доказательными, несмотря на то, что Лотси не прочь, повидимому, въ общемъ признать вторичное происхожденіе сережкоцвѣтныхъ подъ вліяніемъ новѣйшаго приспособленія къ вѣтроопыляемости путемъ упрощенія первоначально болѣе сложныхъ цвѣтковыхъ растений. Но *Juliania* Лотси совершенно въ этомъ не убѣждаетъ.

Излагая передъ вами простѣйшія цвѣтковые растения, каковыми были изученныя уже нами болѣе детально *Casuarinaceae*, *Piperaceae*, *Salicaceae* и сегодня *Myricaceae* и *Juglandaceae*, я неоднократно подчеркивалъ, что, по моему убѣжденію, всѣ эти типы простѣйшіе, а не производные, а потому я лично въ данномъ случаѣ на точку зрѣнія Hallier тѣмъ паче стать не могу. Семейство *Julianiaceae*, пока все же еще очень мало изученное, несомнѣнно заслуживаетъ однако особаго вниманія со стороны систематиковъ.

Сравнительно недавно, а именно, въ 1897 году, Энглеромъ описано было подробнѣе еще одно мало извѣстное семейство — ***Baldnopsidaceae***; это семейство состоитъ изъ одного всего рода *Balanops* Baill. (см. рис. 228), въ семи видахъ. Это — деревья или кустарники, съ кожистыми, цѣльными, цѣльнокрайними или зазубренными листьями и раздѣльнополыми примитивными цвѣтами, мужскими — однопокровными (см. рис. 229, А), собранными въ сережчатая соцвѣтія, женскими — голыми

цвѣтами (см. рис. 229, *B*). Растения эти найдены пока лишь въ горахъ Новой Каледоніи, до 1200 метровъ н. ур. моря. Это семейство, по мнѣнію Энглера, морфологически зани-



Рис. 228. *Balanops Vieillardii* Baill. Вѣтвь съ плодами (по Baillon).
 маеть промежуточное мѣсто между *Juglandaceae* и *Salicaceae* и принадлежит особому порядку — *Baldnopsidales*. Балль-онъ сближаетъ его съ *Eagaceae*, а Бентамъ и Гукеръ ставили семейство это въ своей системѣ рядомъ съ *Euphorbiaceae*.

Такія семейства, какъ *Julianiaceae*, *Balanopsidaceae*, изучены еще очень слабо. Ни исторія развитія ихъ цвѣтовъ и соцвѣтій, ни явленія, происходящія при развитіи зародышевого мѣшка, намъ совершенно не извѣстны. Въ ископаемомъ состоянii представители семействъ этихъ до сихъ поръ нигдѣ не найдены.

Мы ничего не знаемъ о ихъ прошломъ распространеніи по землѣ и не можемъ быть увѣрены, что намъ извѣстны всѣ представители ихъ, нынѣ живущіе, и ихъ географическое распространение. Пока для насъ несомнѣнно одно, что это типы очень древніе и близкіе къ *Juglandaceae*. Очень можетъ быть,

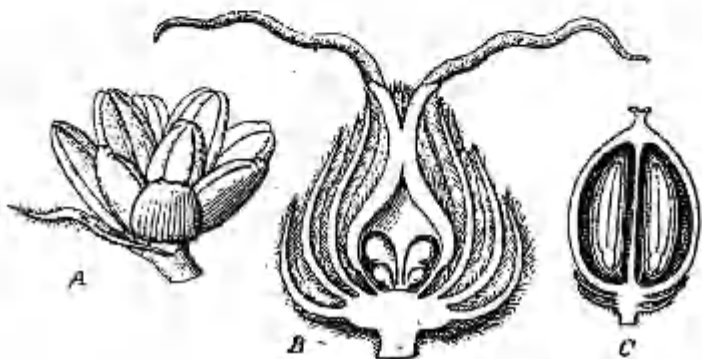


Рис. 229. *Balanops Vieillardii* Baill.: А — мужской цвѣтокъ, В — женскій цвѣтокъ въ продольномъ разрѣзѣ, С — плодъ въ продольномъ разрѣзѣ (по Baillon).

что въ тропическихъ странахъ будутъ и еще найдены живые представители такихъ оригинальныхъ типовъ, какъ *Juliania* или *Balanops*, являющіеся какъ бы связующими элементами между различными типами цвѣтковыхъ растений.

Дальнѣйшее болѣе детальное изученіе этихъ типовъ м. б. прольетъ болѣе яркій свѣтъ на происхождение сережкоцвѣтныхъ растений, пока же попытка Hallier произвести ихъ отъ *Terebinthaceae* черезъ *Juliania* и *Pistacia* никоимъ образомъ не можетъ считаться удачной, и намъ остается, вмѣстѣ съ Энглеромъ, разсматривать *Julianiales* и *Balanopsidales*, какъ самостоятельные порядки, близкіе морфологически, а м. б. даже и филогенетически, къ *Myrcales* и *Juglandales*, но не освѣщающіе еще исторію происхожденія этихъ сережкоцвѣтныхъ вѣтроопыляемыхъ растений.

Лекція двѣнадцатая.

Букоцвѣтныя — *Fagales*.

Порядокъ *Fagales*, подобно почти всѣмъ до сихъ поръ изученнымъ нами порядкамъ простѣйшихъ покрытосѣменныхъ растений (за исключеніемъ *Piperales*, гдѣ встрѣчаются и деревянистыя, и травянистыя растенія), представленъ исключительно древесными породами, съ цвѣтами раздѣльнополыми, однодомными, приспособленными къ вѣтровому опыленію. Этотъ порядокъ занимаетъ, однако, въ морфологическомъ отношеніи болѣе высокую ступень развитія, чѣмъ до сихъ поръ разсмотрѣнные порядки, что выражается преобладаніемъ цвѣтовъ съ околоцвѣтниками, хотя бы чашечковидными, чешуйчатыми, и рѣже безпокрывныхъ; болѣе сложными соцвѣтіями — сложные колосья или сережки изъ дихазіевъ; нижней завязью; образованіемъ у многихъ представителей этого порядка вокругъ отдѣльных женскихъ цвѣтовъ или женскихъ дихазіевъ, а затѣмъ вокругъ плодовъ особаго органа — плюски. Плюска встрѣчается, кромѣ *Fagales*, еще у порядковъ *Balanopsidales* и *Julianiales*, но гомологичны ли плюски этихъ двухъ порядковъ съ плюсками *Fagales* — это окончательно еще не выяснено, ибо морфологическое значеніе плюски *Balanopsidaceae* и *Julianiaceae* далеко еще не разработано. Наравнѣ съ этими признаками болѣе высокой, болѣе сложной организаціи, *Fagales* отличаются и нѣкоторыми признаками весьма низкой, примитивной организаціи, что, несомнѣнно, указываетъ на большую древность этого типа и заставляетъ насъ, вмѣстѣ съ Энглеромъ, Вармингомъ и Веттштейномъ, ставить по-

рядокъ этотъ въ началѣ естественной системы. Признаки болѣе низкой организаціи порядка *Fagales* проявляются, во-первыхъ, въ многоклѣточномъ археспоріи большинства представителей этого порядка, какъ, напримѣръ, *Fagus*, *Castanea*, *Corylus*, *Carpinus*, *Quercus*, что сближаетъ рядокъ этотъ въ особенности съ порядкомъ *Verticillatae*, съ сем. *Casuarinaceae*. Впрочемъ, многоклѣтный археспорій встрѣчается далеко не у всѣхъ *Fagales*. Онъ особенно сильно развитъ въ родѣ *Carpinus*, гдѣ представленъ довольно объемистой центральной спорогенной тканью сѣмяпочки, но низведенъ до одной всего археспоріальной клѣтки въ сѣмяпочкахъ *Alnus* и *Betula*. Изъ ранѣе рассмотрѣнныхъ примитивныхъ порядковъ покрытосѣменныхъ растений многоклѣтный археспорій, кромѣ *Casuarinaceae*, гдѣ онъ развитъ особенно типично, указывая на папоротникообразную натуру этихъ замѣчательныхъ растений, встрѣчается еще у *Juglans* и въ болѣе слабо развитомъ видѣ у *Salix* и *Populus*.

Вторая весьма важная примитивная особенность въ строении *Fagales* это — эндотропный ростъ пыльцевой трубочки (см. рис. 230) и связанная съ нимъ халазогамія, встрѣчающаяся у разныхъ *Fagales* на разныхъ ступеняхъ развитія. И халазогамія, равно какъ и многоклѣтный археспорій, свойственна не всѣмъ представителямъ порядка *Fagales*, въ чемъ выражается опять таки законъ корреспондирующихъ стадій развитія; въ семействахъ *Fagaceae* собственно уже выработалась нормальная для цвѣтковыхъ порогамія, но въ семействахъ *Betulaceae* и *Corylaceae* мы встрѣчаемся съ халазогаміей, и въ этомъ отношеніи эти два семейства порядка *Fagales* приближаются опять таки къ семейству *Casuarinaceae*, отчасти къ *Juglandaceae*, но отличаются отъ другихъ близкихъ и даже болѣе низко ор-

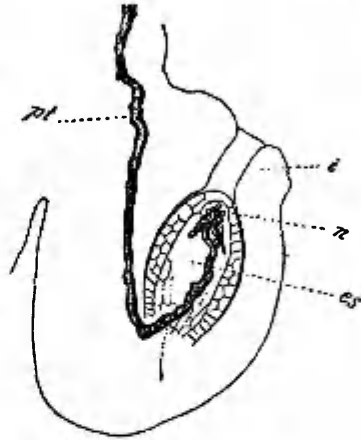


Рис. 230. Халазогамія (апо-рогамія) у обыкновенной березы (*Betula alba*): пыльцевая трубочка (pt) проникаетъ въ сѣмяпочку черезъ халазу (chalaza); es — зародышевый мѣшокъ; i — покровъ или интегументъ сѣмяпочки; n — ея писцеллусъ; увеличено въ 150 разъ (по Навашину).

ганизованныхъ семействъ простѣйшихъ покрытосѣменныхъ растений, какъ, напримѣръ, *Myricaceae* или *Salicaceae*, у которыхъ эндотропный ростъ пыльцевой трубочки не обнаруженъ. Изъ другихъ болѣе высокоорганизованныхъ семействъ, но по строенію своему б. и. м. приближающихся къ *Fagales*, эндотропный ростъ пыльцевой трубочки встрѣчается еще въ семействахъ *Ulmaceae*, *Urticaceae*, *Santalaceae*, *Euphorbiaceae*. Это несомнѣнно свидѣтельствуетъ, что и эти семейства, равно какъ и разсмотрѣнныя до сихъ поръ и разсматриваемыя сегодня *Fagales*, сохранили въ себѣ еще очень существенныя черты первобытной организациі цвѣтковыхъ растений, сближающія ихъ съ растеніями архегоніатными, а слѣдовательно, что они принадлежатъ къ типамъ весьма древнимъ.

Что порядокъ *Fagales* есть типъ древній, это, кромѣ указанныхъ морфологическихъ его особенностей (многокѣлочности археспорія, эндотропнаго роста пыльцевой трубочки, гомотламидности и раздѣльнополости цвѣтовъ и приспособленности ихъ къ вѣтроопыляемости), ясно обнаруживается какъ изъ современнаго географическаго распространенія *Fagales* по земному шару, такъ и изъ данныхъ фитопаалеонтологіи. По характеру современнаго географическаго распространенія *Fagales* напоминаютъ намъ тѣ же особенности этого распространенія, какъ и семейство *Juglandaceae*. *Fagales* тоже по преимуществу типъ бореальный (см. карту на рис. 234, на стр. 239), хотя, впрочемъ, среди нихъ есть большіе представители и флоръ тропическихъ, но подъ тропиками они распространены главнымъ образомъ въ горахъ, и лишь отчасти свойственны собственно тропическому климату (см. карту на рис. 231). Такъ же, какъ и *Juglandaceae*, наиболѣе полно представлены нынѣ *Fagales* во флорахъ восточной Азіи и восточной Сѣверной Америки, имѣя, впрочемъ, и нѣкоторые другіе побочные центры современнаго распространенія, о чемъ я скажу вскорѣ. Такое современное географическое распространеніе *Fagales* свидѣтельствуетъ о первоначальномъ бореальномъ ихъ происхожденіи, и о томъ, что это типы по преимуществу третичные, имѣвшіе въ третичную эпоху болѣе широкое географическое распространеніе и болѣе сильное морфологическое расчлененіе. Эти два вывода ботанической географіи блестящимъ образомъ подтверждаются дан-

ными палеонтологии, которыя для порядка *Fagales* такъ же

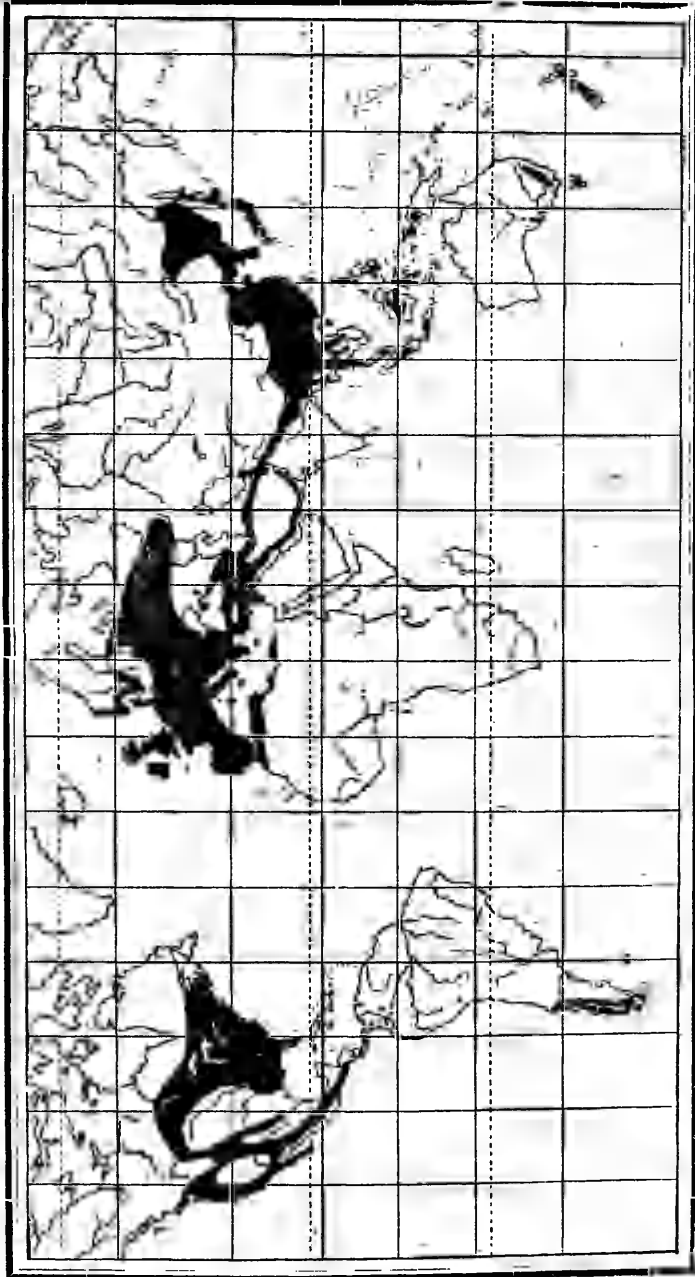


Рис. 331. Мировое географическое распространение сем. *Fagales* (букоцѣтныя) по Земному шару (по С. Ардуэн).

обильны, если еще не обильнѣе, чѣмъ для порядка *Juglandales*, и такъ же доказательны. Многочисленные отпечатки

хорошо опредѣлимыхъ по ихъ нерватурѣ и общей формѣ листьевъ, равно и остатки цвѣтовъ, плодовъ и соцвѣтій этихъ растеній ясно свидѣтельствуютъ, что мы имѣемъ здѣсь дѣло именно съ представителями этого порядка, и значительный собранный въ этомъ отношеніи палеонтологическій матеріалъ убѣдительно доказываетъ, что *Fagales* — типъ очень древній, ибо одни представители его (*Fagaceae*, *Betulaceae*) найдены уже въ мѣловыхъ отложеніяхъ, другіе (*Corylaceae*) въ нижнетретичныхъ отложеніяхъ; далѣе, палеонтологія показываетъ намъ, что современные типы *Fagales* образовались уже издавна и въ теченіе всего долгаго промежутка времени третичнаго періода они существенно очень мало измѣнились (то же мы видѣли для *Salicaceae*, *Myricaceae* и *Juglandaceae*). *Fagales* въ прежнія геологическія времена были также распространены значительно далѣе на сѣверѣ, встрѣчаясь въ ископаемомъ состояніи въ такихъ мѣстностяхъ земного шара, какъ, напримѣръ, Гренландія, Шпицбергенъ, Исландія, гдѣ въ настоящее время, конечно, вслѣдствіе суровости климата не могутъ существовать дубы и буки порядка *Fagales*. Наконецъ, особенно поучительно при изученіи палеонтологическаго матеріала порядка *Fagales* это то, что дѣйствительно можно съ цифрами въ рукахъ показать, что въ прежнія геологическія эпохи этотъ и нынѣ не особенно бѣдный порядокъ представленъ былъ гораздо богаче и разнообразнѣе. Это ясно видно изъ слѣдующей таблицы (см. табл. на стр. 233), въ которой приведено какъ количество нынѣ живущихъ на земномъ шарѣ видовъ этого порядка, такъ и количество видовъ, жившихъ когда-то на землѣ и нынѣ окончательно вымершихъ.

Такимъ образомъ мы видимъ, что въ прежнія геологическія эпохи большинство родовъ порядка *Fagales* было представлено значительно богаче, чѣмъ нынѣ, въ 2, 3 и даже 5 разъ богаче (*Fagus*). Если мы при этомъ примемъ во вниманіе, что палеонтологическія находки представляютъ несомнѣнно очень отрывочный матеріалъ вымершей нынѣ флоры, то прежнее богатство *Fagales* разными видами было несомнѣнно во много разъ больше того, что намъ на самомъ дѣлѣ извѣстно, и что, слѣдовательно, этотъ типъ растительности, по крайней мѣрѣ, въ третичный періодъ былъ дѣйствительно замѣчательно развитъ и разнообразенъ. Если мы примемъ во вниманіе, что палеонтологическія находки представляютъ

лишь $\frac{1}{10}$ часть нѣкогда существовавшей флоры, а такое предположеніе можно считать не только правдоподобнымъ, но скорѣе черезчуръ преувеличеннымъ, то и тогда мы можемъ допустить, что въ теченіе мѣлового и третичнаго періодовъ на земномъ шарѣ могло быть не 20, а 200 различныхъ видовъ буковъ, вмѣсто нынѣ живущихъ четырехъ видовъ, не 6, а 60

	Число видовъ, нынѣ живущихъ.	Число видовъ, найденныхъ въ ископаемомъ состояніи.	Въ какихъ отложеніяхъ найдены ископаемые виды.
1 сем. Corylaceae.			
1. <i>Ostryopsis</i> Decaisne	1	—	
2. <i>Carpinus</i> Tougn. (грабъ — рис. 248)	12	25	Въ третичныхъ отложеніяхъ.
3. <i>Ostrya</i> Scop. (хмѣле-грабъ)	2	6	" " "
4. <i>Corylus</i> Tougn. (орѣшникъ — рис. 246) . .	7	13	" " "
2 сем. Betulaceae.			
<i>Betula</i> Tougn. (береза — рис. 241) . . .	35	40	Въ третичныхъ отложеніяхъ, сомнительно въ мѣлу.
6. <i>Alnus</i> Tougn. (ольха — рис. 238)	14	30	Въ третичныхъ и мѣловыхъ отложеніяхъ.
3 сем. Fagaceae.			
7. <i>Nothofagus</i> Blume (антарктический букъ)	12	—	
8. <i>Fagus</i> L. (букъ — рис. 249)	4	20	Въ третичныхъ и мѣловыхъ отложеніяхъ.
9. <i>Castanea</i> Tougn. (кани-танъ — рис. 250) . .	30	12	Въ третичныхъ и мѣловыхъ отложеніяхъ.
10. <i>Pasania</i> Miq. . . .	100	—	
11. <i>Quercus</i> L. (дубъ — рис. 251)	200	200	Въ третичныхъ и мѣловыхъ отложеніяхъ.

видовъ рода *Ostrya*, вмѣсто нынѣ уцѣлѣвшихъ всего двухъ его видовъ, не 25, а 250 видовъ граба (*Carpinus*), вмѣсто нынѣ живущихъ 12 видовъ и т. д.

Что мы въ ископаемомъ состояніи не находимъ родовъ *Ostryopsis*, *Nothofagus* и *Pasania*, едва ли объясняется тѣмъ, что роды эти въ третичномъ періодѣ еще не существовали. Отсутствіе въ ископаемомъ состояніи этихъ трехъ родовъ, или, вѣрнѣе говоря, неизвѣстность для насъ въ ископаемомъ

состояніи этихъ трехъ родовъ, объясняется, конечно, тѣмъ, что мы просто до сихъ поръ представителей этихъ родовъ еще не нашли, ибо и въ настоящее время они приурочены къ такимъ странамъ, которыя не особенно подробно изучены географически и очень мало изучены или совсѣмъ не изслѣдованы палеонтологически. Роды *Ostryopsis* и *Nothofagus* — роды древніе и должны были несомнѣнно существовать въ третичныя эпохи; въ этомъ убѣждаютъ насъ и обособленность ихъ морфологическаго строенія, и географическая изолированность ихъ, и современная малотипность. Родъ *Ostryopsis* встрѣчается всего въ одномъ видѣ въ восточной Монголіи и несомнѣнно типъ третичный. *Nothofagus* въ числѣ 12 видовъ свойственъ въ настоящее время антарктической части Южной Америки, Новой Зеландіи и юго-восточной Австраліи (см. карту на рис. 231). Несмотря на то, что родъ этотъ довольно близокъ къ роду *Fagus* и, можетъ быть, представляетъ его прототипъ, мы все же иначе не можемъ объяснить себѣ его современное географическое распространеніе, какъ сдѣлавъ одно лишь предположеніе, что типъ *Nothofagus* въ былое время имѣлъ болѣе широкое географическое распространеніе, существовалъ издавна и, слѣдовательно, могъ въ тѣ далекія времена и сильнѣе варьировать. Незвѣстность *Nothofagus*'а въ ископаемомъ состояніи объясняется, конечно, малой изслѣдованностью третичныхъ и мѣловыхъ отложеній южнаго полушарія. Обширный родъ *Fasania*, насчитывающій нынѣ до 100 видовъ, распространенъ въ настоящее время главнымъ образомъ на Малайскомъ полуостровѣ и на Малайскихъ островахъ, по болѣе теплымъ побережьямъ Тихаго океана, но встрѣчается также въ тропической Индіи, начиная съ подножья Гималая, въ южномъ Китаѣ, Японіи и даже въ Калифорніи (см. карту на рис. 231). Родъ этотъ крайне полиморфенъ и морфологически близокъ къ роду *Quercus*, обладающему огромнымъ ареаломъ географическаго распространенія по земному шару и еще бѣльшей полиморфностью и крайней пластичностью входящихъ въ составъ его видовъ (болѣе 200 видовъ, зачастую весьма трудно различимыхъ другъ отъ друга). Относительно этихъ двухъ родовъ мы скорѣе могли бы допустить, что изъ всѣхъ родовъ порядка *Fagates*, *Quercus* и *Fasania* наиболѣе молодые и, слѣдовательно, варьирующіе въ нашу эпоху, а въ прежнія геологическія

времена роды эти могли быть представлены меньшимъ количествомъ видовъ, чѣмъ нынѣ. Однако, для рода *Quercus* (дуба) описано уже теперь 200 ископаемыхъ видовъ, помимо нынѣ живущихъ 200 видовъ. И этотъ богатый палеонтологическій матеріалъ всетаки еще далеко недостаточенъ, чтобы на основаніи его можно было бы документально представить исторію развитія рода *Quercus*'а со временъ мѣлового и въ теченіе третичнаго періода, несмотря на то, что несомнѣнно ископаемые дубы обнаружены даже въ мѣловыхъ отложеніяхъ. Кстати, какъ разъ эти то ископаемые, найденныя въ мѣловыхъ отложеніяхъ Европы и опредѣляемые, какъ принадлежащія къ роду *Quercus*, имѣютъ много сходства и съ современнымъ тропическимъ родомъ *Pasania*; то же можно сказать о третичныхъ видахъ *Quercus Drymeia* Ung. и *Q. Lonchitis* Ung. Такимъ образомъ, если для рода *Quercus* извѣстно въ настоящее время уже 200 ископаемыхъ видовъ, то, очевидно, и родъ *Pasania*, судя по вышеуказаннымъ находкамъ, долженъ быть весьма древнимъ и долженъ былъ существовать въ третичномъ и даже мѣловомъ періодѣ. По самому скромному подсчету мы можемъ опредѣлить, что намъ извѣстно всего не болѣе половины прежде жившихъ видовъ рода *Quercus* и что, слѣдовательно, ихъ было, не менѣе 400 видовъ (хотя бы даже и вмѣстѣ съ *Pasania*). Такимъ образомъ изъ 11 нынѣ живущихъ родовъ порядка *Fagales* до сихъ поръ 3 рода, т. е. $\frac{1}{4}$, не найдены еще въ ископаемомъ состояніи. Если мы примемъ даже этотъ коэффициентъ въ качествѣ поправки къ количеству нѣкогда существовавшихъ видовъ порядка *Fagales* на земномъ шарѣ, то все же получимъ значительное впечатлѣніе о бывшей болѣе широкой амплитудѣ колебанія въ систематическихъ признакахъ прежде жившихъ *Fagales*. Угасшіе типы *Fagales*, принадлежа со временъ мѣлового періода къ нынѣ живущимъ родамъ, характеризуемымъ примитивными признаками въ устройствѣ цвѣтовъ, отличались, однако, болѣе значительно отъ типовъ современныхъ, чѣмъ это мы видимъ въ семействѣ *Juglandaceae*. Такъ, на примѣръ, мы уже видѣли, что ископаемые дубы мѣлового періода Европы очень близко стоятъ къ роду *Pasania*, равно и нѣкоторые третичные виды; въ настоящее время типъ *Pasania* въ Европѣ совершенно не существуетъ, это типъ тропическій. Группа *Robur*, столь характерная нынѣ для

Европы, въ третичномъ періодѣ еще въ Европѣ не существовала; тогда въ Европѣ были распространены *Quercus mediterranea* Ung., *Q. longistaminea* Casp. и др. виды, приближающиеся къ современному *Q. Ilex*, свойственному въ настоящее время не всей Европѣ, а лишь южной средиземноморской ея части. Среди березъ мы встрѣчаемъ въ третичныхъ отложенияхъ Европы и дальняго сѣвера *Betula prisca* Ett., которая относится не къ распространенной нынѣ въ Европѣ



Рис. 232. Березовая роща близъ Гунйба, въ Дагестанѣ, состоящая изъ смѣси *Betula verrucosa* Ehrh. и *B. Raddeana* Trautv. (по фотографіи П. П. Попова).

группѣ *Albae*, куда принадлежитъ и наша обыкновенная береза, а къ болѣе примитивной группѣ *Costatae*, по своимъ морфологическимъ признакамъ занимающей промежуточное мѣсто между березой и ольхой и встрѣчающейся нынѣ главнымъ образомъ лишь въ восточной Азіи и приатлантической Сѣверной Америкѣ. Къ этому болѣе древнему типу березъ принадлежатъ и два живущихъ на Кавказѣ вида — *Betula Medwedewi* Rgl. въ западномъ Закавказьѣ и *B. Raddeana* Trautv. въ Дагестанѣ (см. рис. 232 и 233). Въ западной Европѣ

этого древняго типа березѣ нынѣ нѣтъ, но въ третичномъ періодѣ онъ былъ сильно тамъ распространенъ. Впрочемъ, въ третичную эпоху, наряду съ болѣе примитивными и древними формами *Fagales*, встрѣчались и формы, очень близкія къ болѣе распространеннымъ современнымъ типамъ, которыя, слѣдовательно, появились, какъ таковыя, уже очень давно. Такъ, среди 25 описанныхъ изъ третичныхъ отложеній видовъ рода *Carpinus*, многіе весьма близки къ нынѣ живу-



Рис. 233. *Betula Raddeana* Trautv. на Гунибскомъ плато. Хорошо видна на фотографіи сильно шелушащаяся кора этой березы (по фотографіи П. П. Попова).

щему обыкновенному грабу — *Carpinus Betulus* L. Встрѣчающаяся въ настоящее время въ приатлантическихъ штатахъ Сѣверной Америки и въ Японіи *Ostrya virginica* Willd. найдена въ весьма похожихъ экземплярахъ въ третичныхъ отложеніяхъ Японіи. *Corylus Mac Quarrii* Heer миоценовыхъ отложеній представляетъ, вѣроятно, предка теперешняго обыкновеннаго орѣшника — *C. Avellana* L. и пользовался въ миоценовую эпоху широкимъ географическимъ распространеніемъ. Рядомъ съ болѣе древнимъ вышеупомянутымъ типомъ березы —

Betula prisca Ett. въ третичныхъ отложеніяхъ Европы найдена и *B. Dryadum* Brongn., близкая къ нашей обыкновенной *B. alba* L. Букъ имѣлъ въ третичный періодъ широкое географическое распространіе. Ископаемые *Fagus Dewcalionis* U p g., *F. attenuata* Q ö r., близкіе съ одной стороны къ западно-европейскому *F. silvatica* L., съ другой стороны къ восточно-сѣверо-американскому *F. ferruginea* Ait., имѣли широкое географическое распространіе, встрѣчаясь даже въ Калифорніи, Гренландіи, Шпицбергенѣ и Исландіи, гдѣ букъ нынѣ совершенно отсутствуетъ. Нѣтъ въ настоящее время бука и въ Киргизскихъ степяхъ и вообще въ средней Азій, а между тѣмъ въ третичномъ періодѣ тамъ обиталъ *Fagus Antipofi* Heer, тоже близкій къ сѣверо-американскому *F. ferruginea* Ait. Въ арктическихъ странахъ, гдѣ нынѣ отсутствуютъ всякія древесныя породы, въ третичный періодъ произрастали *Ostrya*, *Corylus*, *Betula*, *Alnus*, *Fagus*, *Castanea*, т. е. всѣ эти широколиственные породы шли тогда далеко на сѣверъ, и, вѣроятно, на сѣверѣ, въ странахъ приполярныхъ и былъ главный центръ развитія порядка *Fagales*. Въ настоящее время семейства *Betulaceae* и *Corylaceae* почти исключительно свойственны бореальному внѣтропическому растительному царству (см. карту на рис. 234). Ихъ роды встрѣчаются нынѣ вездѣ въ лѣсной области Европы, Азій и Сѣверной Америки (за исключеніемъ рода *Ostryopsis*, ограниченнаго въ своемъ распространеніи юго-восточной Монголіей и сѣвернымъ Китаемъ) и тѣмъ подтверждаютъ ихъ первоначальное циркумполярное географическое распространіе и арктическое происхожденіе. Очень немногіе представители этихъ двухъ семействъ заходятъ далѣе на югъ въ страны субтропическія, тропическія и южныя внѣтропическія; такъ, секція *Clethropsis* рода *Alnus* встрѣчается отъ Гималая на югъ до Бенгала, группа *Alnus acuminata* Kth. встрѣчается въ Кордильерахъ, отъ Мексики до Аргентины. Родъ *Ostrya* и *Carpinus caroliniana* Walt. встрѣчаются на югѣ до Мексики (см. карту на рис. 234).

Представители семейства *Fagaceae* имѣютъ нынѣ болѣе широкое географическое распространіе, чѣмъ *Corylaceae* и *Betulaceae*, и 3 современныхъ центра развитія, хотя все же первоначально-бореальное ихъ происхожденіе этими географическими фактами не опровергается, а палеонтологическія дан-

Complex 100, 114, 124, 134, 144, 154, 164, 174, 184, 194, 204, 214, 224, 234, 244, 254, 264, 274, 284, 294, 304, 314, 324, 334, 344, 354, 364, 374, 384, 394, 404, 414, 424, 434, 444, 454, 464, 474, 484, 494, 504, 514, 524, 534, 544, 554, 564, 574, 584, 594, 604, 614, 624, 634, 644, 654, 664, 674, 684, 694, 704, 714, 724, 734, 744, 754, 764, 774, 784, 794, 804, 814, 824, 834, 844, 854, 864, 874, 884, 894, 904, 914, 924, 934, 944, 954, 964, 974, 984, 994, 1004, 1014, 1024, 1034, 1044, 1054, 1064, 1074, 1084, 1094, 1104, 1114, 1124, 1134, 1144, 1154, 1164, 1174, 1184, 1194, 1204, 1214, 1224, 1234, 1244, 1254, 1264, 1274, 1284, 1294, 1304, 1314, 1324, 1334, 1344, 1354, 1364, 1374, 1384, 1394, 1404, 1414, 1424, 1434, 1444, 1454, 1464, 1474, 1484, 1494, 1504, 1514, 1524, 1534, 1544, 1554, 1564, 1574, 1584, 1594, 1604, 1614, 1624, 1634, 1644, 1654, 1664, 1674, 1684, 1694, 1704, 1714, 1724, 1734, 1744, 1754, 1764, 1774, 1784, 1794, 1804, 1814, 1824, 1834, 1844, 1854, 1864, 1874, 1884, 1894, 1904, 1914, 1924, 1934, 1944, 1954, 1964, 1974, 1984, 1994, 2004, 2014, 2024, 2034, 2044, 2054, 2064, 2074, 2084, 2094, 2104, 2114, 2124, 2134, 2144, 2154, 2164, 2174, 2184, 2194, 2204, 2214, 2224, 2234, 2244, 2254, 2264, 2274, 2284, 2294, 2304, 2314, 2324, 2334, 2344, 2354, 2364, 2374, 2384, 2394, 2404, 2414, 2424, 2434, 2444, 2454, 2464, 2474, 2484, 2494, 2504, 2514, 2524, 2534, 2544, 2554, 2564, 2574, 2584, 2594, 2604, 2614, 2624, 2634, 2644, 2654, 2664, 2674, 2684, 2694, 2704, 2714, 2724, 2734, 2744, 2754, 2764, 2774, 2784, 2794, 2804, 2814, 2824, 2834, 2844, 2854, 2864, 2874, 2884, 2894, 2904, 2914, 2924, 2934, 2944, 2954, 2964, 2974, 2984, 2994, 3004, 3014, 3024, 3034, 3044, 3054, 3064, 3074, 3084, 3094, 3104, 3114, 3124, 3134, 3144, 3154, 3164, 3174, 3184, 3194, 3204, 3214, 3224, 3234, 3244, 3254, 3264, 3274, 3284, 3294, 3304, 3314, 3324, 3334, 3344, 3354, 3364, 3374, 3384, 3394, 3404, 3414, 3424, 3434, 3444, 3454, 3464, 3474, 3484, 3494, 3504, 3514, 3524, 3534, 3544, 3554, 3564, 3574, 3584, 3594, 3604, 3614, 3624, 3634, 3644, 3654, 3664, 3674, 3684, 3694, 3704, 3714, 3724, 3734, 3744, 3754, 3764, 3774, 3784, 3794, 3804, 3814, 3824, 3834, 3844, 3854, 3864, 3874, 3884, 3894, 3904, 3914, 3924, 3934, 3944, 3954, 3964, 3974, 3984, 3994, 4004, 4014, 4024, 4034, 4044, 4054, 4064, 4074, 4084, 4094, 4104, 4114, 4124, 4134, 4144, 4154, 4164, 4174, 4184, 4194, 4204, 4214, 4224, 4234, 4244, 4254, 4264, 4274, 4284, 4294, 4304, 4314, 4324, 4334, 4344, 4354, 4364, 4374, 4384, 4394, 4404, 4414, 4424, 4434, 4444, 4454, 4464, 4474, 4484, 4494, 4504, 4514, 4524, 4534, 4544, 4554, 4564, 4574, 4584, 4594, 4604, 4614, 4624, 4634, 4644, 4654, 4664, 4674, 4684, 4694, 4704, 4714, 4724, 4734, 4744, 4754, 4764, 4774, 4784, 4794, 4804, 4814, 4824, 4834, 4844, 4854, 4864, 4874, 4884, 4894, 4904, 4914, 4924, 4934, 4944, 4954, 4964, 4974, 4984, 4994, 5004, 5014, 5024, 5034, 5044, 5054, 5064, 5074, 5084, 5094, 5104, 5114, 5124, 5134, 5144, 5154, 5164, 5174, 5184, 5194, 5204, 5214, 5224, 5234, 5244, 5254, 5264, 5274, 5284, 5294, 5304, 5314, 5324, 5334, 5344, 5354, 5364, 5374, 5384, 5394, 5404, 5414, 5424, 5434, 5444, 5454, 5464, 5474, 5484, 5494, 5504, 5514, 5524, 5534, 5544, 5554, 5564, 5574, 5584, 5594, 5604, 5614, 5624, 5634, 5644, 5654, 5664, 5674, 5684, 5694, 5704, 5714, 5724, 5734, 5744, 5754, 5764, 5774, 5784, 5794, 5804, 5814, 5824, 5834, 5844, 5854, 5864, 5874, 5884, 5894, 5904, 5914, 5924, 5934, 5944, 5954, 5964, 5974, 5984, 5994, 6004, 6014, 6024, 6034, 6044, 6054, 6064, 6074, 6084, 6094, 6104, 6114, 6124, 6134, 6144, 6154, 6164, 6174, 6184, 6194, 6204, 6214, 6224, 6234, 6244, 6254, 6264, 6274, 6284, 6294, 6304, 6314, 6324, 6334, 6344, 6354, 6364, 6374, 6384, 6394, 6404, 6414, 6424, 6434, 6444, 6454, 6464, 6474, 6484, 6494, 6504, 6514, 6524, 6534, 6544, 6554, 6564, 6574, 6584, 6594, 6604, 6614, 6624, 6634, 6644, 6654, 6664, 6674, 6684, 6694, 6704, 6714, 6724, 6734, 6744, 6754, 6764, 6774, 6784, 6794, 6804, 6814, 6824, 6834, 6844, 6854, 6864, 6874, 6884, 6894, 6904, 6914, 6924, 6934, 6944, 6954, 6964, 6974, 6984, 6994, 7004, 7014, 7024, 7034, 7044, 7054, 7064,

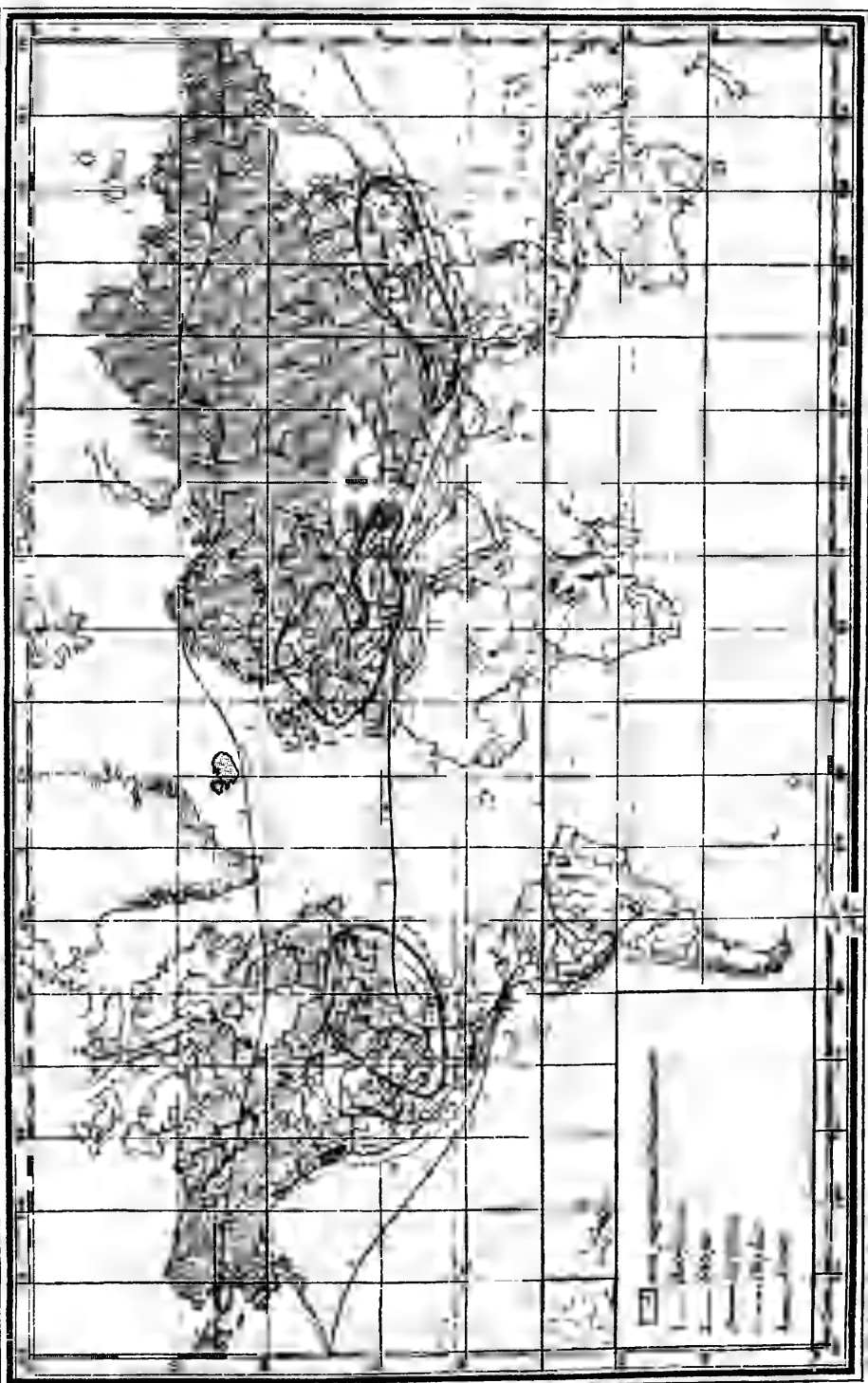




Fig. 1035. Forest near (Linné's) house in the 'Hälsingland' (Hälsingland) region, Sweden. The landscape is very different from the one in the 'Hälsingland' (Hälsingland) region, Sweden. The landscape is very different from the one in the 'Hälsingland' (Hälsingland) region, Sweden.

ныя лишь подтверждаютъ бореальное происхождение и семейства *Fagaceae*. Въ настоящее время *Fagus*, букъ (см. рис. 235), *Castanea* (секц. *Eucastanea*), каштанъ (см. рис. 236) и *Quercus*, дубъ имѣютъ главной областью своего распространения, такъ же какъ *Betulaceae* и *Corylaceae*, сѣверное внѣтропи-

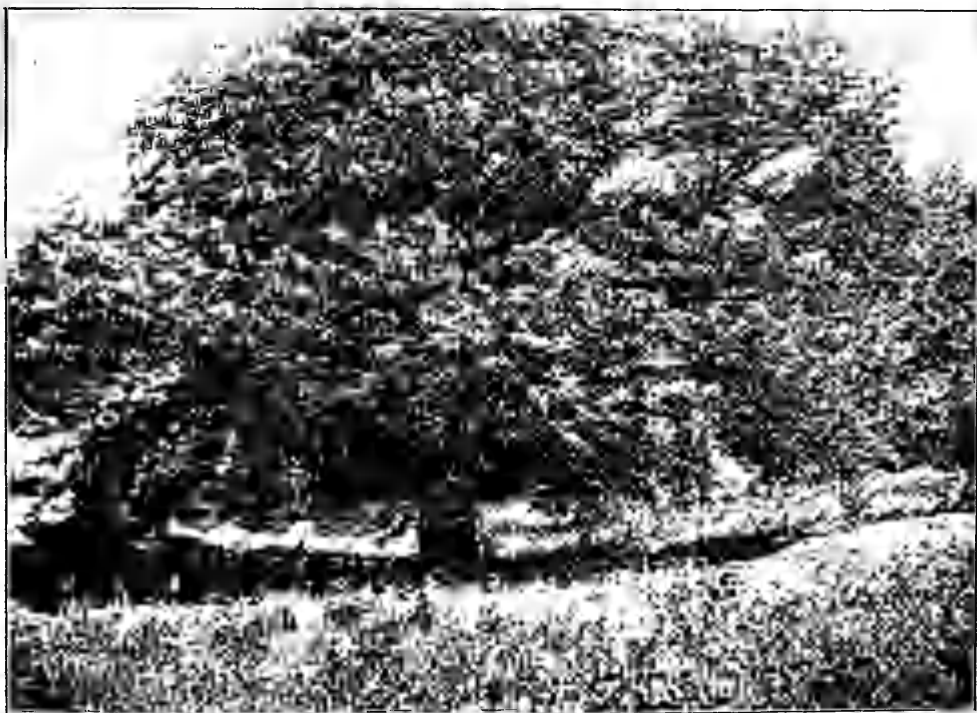


Рис. 236. Исполинскій каштанъ (*Castanea vulgaris* Lam.) въ цвѣту, на Черноморскомъ побережьи Кавказа, въ Кучукъ-Дере (по фотографии Б. Б. Гриневецкаго).

ческое растительное царство, гдѣ представители ихъ, вмѣстѣ съ нѣкоторыми хвойными, являются главнѣйшими составными элементами лѣсныхъ формации (см. рис. 235). Преобладаютъ они въ Сѣверной Америкѣ, откуда распространяются на югъ до Центральной Америки, но значительную роль играютъ также въ лѣсныхъ формаціяхъ Европы и западной Азии, меньше въ восточной Азии и весьма слабую роль въ центральной Азии. Второй современный центръ развития *Fagaceae* — тропическая Азия, представленный родами *Pasania* и *Castanea* (секц. *Castanopsis*). Въ Передней Индіи и почти во

всей Африкѣ (кроме сѣверной ея части, принадлежащей средиземноморской области) *Fagaceae* безусловно отсутствуют (см. карту на рис. 231, на стр. 231), такъ же какъ и *Juglandaceae*, какъ мы видѣли на прошлой лекціи. Наконецъ, третья область современнаго распространенія *Fagaceae* — это страны антарктическія (см. карту на рис. 231): Южная Америка, на сѣверъ до Чили, Новая Зеландія и юго-восточная Австралія. Тутъ встрѣчается лишь одинъ родъ *Nothofagus* съ его 12 видами.

Я нѣсколько болѣе подробно излагаю вамъ современное и бывшее географическое распространеніе порядка *Fagales*, потому что немного найдется группъ цвѣтковыхъ растений, гдѣ богатый палеонтологическій матеріалъ могъ бы такъ хорошо подтвердить наши выводы о происхожденіи данной растительной группы, получаемые изъ изученія одного лишь современнаго географическаго ихъ распространенія, а также и потому, что это сравнительное палеонтологическо-географическое изученіе лучше всего можетъ освѣтить намъ вопросъ о томъ, являются ли нынѣ живущія вѣтроопыляемые древесныя породы съ ихъ просто устроенными цвѣтами типами первоначальными или производными.

И какъ при изученіи современнаго и бывшаго географическаго распространенія *Myricales* и *Juglandales* мы пришли, по моему мнѣнію, къ неопровержимому выводу, что простота строенія ихъ цвѣтовъ есть явленіе первобытное, а не вторичное, такъ къ такому же выводу приходимъ мы изъ разсмотрѣнія данныхъ палеонтологіи и фитогеографіи и относительно порядка *Fagales*. Типъ *Fagales*, въ своихъ основныхъ чертахъ существовавшій уже въ концѣ мѣлового періода, не можетъ быть типомъ производнымъ отъ растений съ цвѣтами болѣе развитыми и насѣкомоопыляемыми; онъ, слѣдовательно, тоже типъ примитивный, какъ *Myricales* и *Juglandales*, но нѣсколько болѣе совершенный. *Fagales*, по морфологическимъ признакамъ своимъ, ближе всего стоятъ къ *Myricales* и *Juglandales*, являясь какъ бы дальнѣйшимъ усовершенствованіемъ послѣднихъ. Непосредственно производить *Fagales* отъ *Myricales* или *Juglandales*, конечно, нельзя. *Fagales* рѣзко отличаются отъ этихъ послѣднихъ своими висячими обратными сѣмяпочками; у *Myricales* и *Juglandales*, какъ вы, конечно, помните, сѣмяпочки основныя, прямыя, прямостоячія. Но, съ

другой стороны, *Fagales* сближаются отчасти съ *Myricales* и *Juglandales* тѣмъ, что у низшихъ *Fagales*, у *Corylaceae* и *Betulaceae*, сѣмяпочки съ однимъ лишь интегументомъ, такъ же какъ у *Myricales* и *Juglandales*, но у высшихъ *Fagales* — у *Fagaceae* собственно сѣмяпочки имѣютъ уже два интегумента. Далѣе, *Fagales* отличаются отъ *Myricales* и *Juglandales* болѣе сложными соцвѣтіями, состоящими изъ дихазіевъ. Дихазіемъ (см. рис. 237) мы называемъ такое цимозное или симподиальное соцвѣтіе, которое состоитъ изъ одного конечнаго цвѣтка, ниже котораго на главной оси возникаютъ двѣ боковыя вѣтви, несущія въ свою очередь цвѣты или снова такимъ же образомъ далѣе вѣтвящіяся. Зачатокъ дихазіальнаго соцвѣтія мы видѣли уже, впрочемъ, у нѣкоторыхъ видовъ рода *Myrica*, напримеръ, у *M. asplenifolia* (Banks) Baill. (см. рис. 213, на стр. 208). Но настоящихъ дихазіальныхъ соцвѣтій ни у *Myricales*, ни у *Juglandales* еще не имѣется. Что касается сѣмяпочекъ *Fagales*, то, къ сказанному раньше, надо добавить еще, что сѣмяпочки *Fagales* и *Juglandales* развиваются очень медленно, что развитіе ихъ и зародышеваго мѣшка начинается только послѣ опыленія, что пыльцевая трубочка растетъ у нихъ очень медленно, и проходитъ довольно продолжительное время между опыленіемъ и оплодотвореніемъ. Это тоже несомнѣнно признакъ весьма низкой организациі этихъ растений, сближающихъ ихъ съ голосѣмными и папоротникообразными.

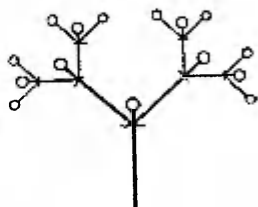


Рис. 237. Схема симподиальнаго соцвѣтія — дихазія.

Порядокъ *Fagales*, иначе называемый также *Querciflorae*, дѣлится обыкновенно на два семейства: *Betulaceae* и *Fagaceae* (Энглеръ, Веттштейнъ). Нѣкоторые систематики различаютъ однако три семейства въ этомъ порядкѣ: *Betulaceae*, *Corylaceae* и *Fagaceae* (или *Cupuliferae*, по Вармингу). Хотя такое дѣленіе болѣе старинное, но мнѣ кажется оно болѣе естественнымъ, а потому въ этомъ отношеніи я буду слѣдовать здѣсь Вармингу, а не Энглеру и Веттштейну.

Я уже говорилъ вамъ въ началѣ этой лекціи, что *Fagales* — это большею частью деревья, рѣже кустарники, одно-

домные, съ мелкими однополыми цвѣтами, безъ околоцвѣтника или съ простымъ чешуевиднымъ околоцвѣтникомъ. Тычинки располагаются здѣсь супротивно листкамъ околоцвѣтника, если число тѣхъ и другихъ одинаково. Мужскіе цвѣты часто срастаются съ кроющими листьями, женскіе цвѣты или голые, или съ надпестичнымъ околоцвѣтникомъ. Завязь нижняя, у основанія дву-, трех- или



Рис. 238. *Alnus glutinosa* Medic.—ольха: 1—вѣтвь съ мужскими (a) и женскими (b) сережками; 2—дихазій изъ трехъ мужскихъ цвѣтовъ; 3—женская сережка; 4—дихазій изъ двухъ женскихъ цвѣтовъ; 5—соплодіе, деревянистая шишка; 6—плодь, односѣмный орѣхъ съ крыльями (по Wossidio).

шестигнѣздная, съ одной или двумя висячими сѣмяпочками въ каждомъ гнѣздѣ. Развивается окончательно, однако, одна всего сѣмяпочка. Плоды — односѣмный орѣхъ. Бѣлка нѣтъ.

Разсмотримъ строеніе цвѣтовъ и соцвѣтій отдѣльныхъ представителей этого порядка. Такъ, на отдѣльныхъ примѣрахъ, мы лучше поймемъ нѣсколько сложную организацію этихъ образований у разныхъ представителей этого порядка.

Сем. *Betulaceae* — березовыхъ — заключаетъ въ себѣ два рода: *Alnus* и *Betula*. Болѣе примитивный родъ, повидимому,

Alnus — ольха (см. рис. 238). Мужскія (a) и женскія (b, 3) сережки ольхи у большинства видовъ появляются за годъ до своего распусканія; онѣ перезимовываютъ голыми и цвѣтутъ б. ч. до распусканія листьевъ. Въ мужскихъ соцвѣтїяхъ (см. рис. 239, A) подъ каждой кроющей чешуей (b) сережки расположенъ трехцвѣтковый дихазій. При каждомъ цвѣткѣ залагаются по двѣ прицвѣтныхъ чешуи: α , β — прицвѣтныя чешуи средняго или верхушечнаго цвѣтка дихазія, α , β и α , β , — прицвѣтныя чешуи двухъ боковыхъ цвѣтовъ дихазія, но развиваются лишь прицвѣтныя чешуи α , β и β , β ,

а прицвѣтныя чешуи α и α , б. и. м. атрофируются. Всѣ эти прицвѣтныя чешуи срастаются между собою и съ кроющей чешуей въ одинъ, большую часть, пятилопастный органъ, въ пазухѣ котораго и сидятъ три мужскихъ цвѣтка (см. рис. 238, 2 и рис. 240, А, В, С). Каждый мужской цвѣтокъ (см. рис. 238, 2 и рис. 240, В, а также рис. 239, А) имѣетъ четырехлистный чешуевидный околоцвѣтникъ, сростнолистный у основанія. Тычинокъ 4, съ нерасщепленными нитями, супротивныхъ листкамъ околоцвѣтника. Внутренній листокъ околоцвѣтника иногда не развивается.

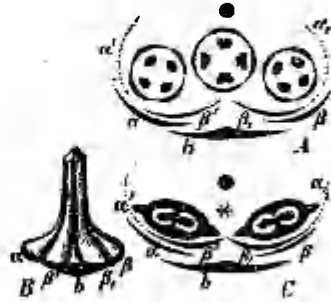


Рис. 239. Диаграммы дихазіевъ ольхи — *Alnus glutinosa*: А — мужского дихазія; С — женскаго дихазія; В — шишковая чешуя; б — кроющая чешуя, α , β — прицвѣтныя чешуи (по Эйхлеру).

Въ женской сережкѣ (см. рис. 239, С, а также рис. 238, 4 и 240, D) въ пазухѣ каждой кроющей чешуи (b) имѣется тоже трехцвѣтковый дихазій, но низведенный всего

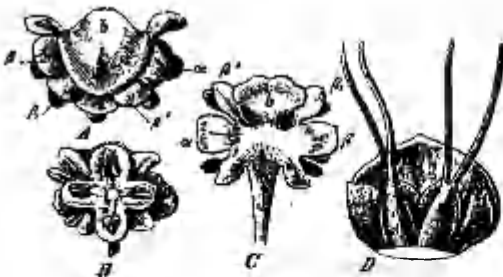


Рис. 240. Ольха — *Alnus glutinosa*: А — мужской дихазій спереди, В — совнутри, С — съ спинной стороны; б — кроющая чешуя, α , β — прицвѣтныя чешуи; В — женскій дихазій съ кроющей чешуей, четырьмя прицвѣтными чешуями и двумя женскими цвѣтами, состоящими каждый изъ одного лишь пестика (по Ness).

къ двумъ боковымъ женскимъ цвѣтамъ, ибо средній женскій цвѣтокъ, тамъ, гдѣ въ діаграммѣ стоитъ звѣздочка(*), атрофируется. Прицвѣтныя чешуи женскаго цвѣтка развиваются совершенно аналогично, какъ и въ мужскомъ цвѣткѣ, и срастаются между собою и съ покров-

ной чешуей въ пятилопастную, въ послѣдствіи, ко времени созрѣванія сѣмянъ, деревенѣющую шишковую чешую (см. рис. 239, В), которая такъ и остается, не опадая, на стержнѣ женской шишки, нѣсколько напоминающей собою шишки голо-сѣменныхъ растений (см. рис. 238, б). Женскіе цвѣты ольхи

голые, безъ околоцвѣтника (см. рис. 239, *C*). При созрѣваніи женскаго соцвѣтія получается, какъ только что сказано, шишка, въ пазухахъ шишковыхъ чешуй которой имѣется по два безкрылыхъ или снабженныхъ узкими крыльями орѣшка (см. рис. 238, *b*).

Betula — береза (см. рис. 241) типъ, повидимому, болѣе

совершенный, чѣмъ ольха, но совершенство это выражается дальнѣйшей атрофіей цѣлаго ряда органовъ дихазія и цвѣтотъ и расщепленіемъ тычинокъ. Березы, повидимому, лучше приспособлены и къ вѣтроопыляемости, и, въ особенности, къ разсѣмененію при помощи вѣтра. У нашихъ березъ мужскія сережки (см. рис. 241, *b*) появляются осенью, женскія (см. рис. 241, *a*) — только въ годъ цвѣтенія на недолговѣчныхъ годовыхъ побѣгахъ.



Рис. 241. *Betula verrucosa* Ehrh. — береза: 1 — вѣтвь съ женской (*a*) и мужскими (*b*) сережками; 2 — мужской дихазій, изъ трехъ мужскихъ цвѣтотъ; 3 — женскій дихазій, изъ трехъ женскихъ цвѣтотъ; 4 — соплодіе; 5 — плодъ, односѣменный орѣхъ съ крыловидными отростками (по Wossidlo).

Въ мужскихъ сережкахъ подъ каждой покровной чешуей находится трехцвѣтный дихазій (см. рис. 241, 2 и рис. 242, *A*), но прицвѣт-

ники развиваются только первые, т. е. средняго цвѣтка (*a* и *β*); прицвѣтники боковыхъ цвѣтотъ совсѣмъ не развиваются. Каждый мужской цвѣтокъ имѣетъ четырехлистный околоцвѣтникъ, боковые листочки котораго однако не доразвиваются (см. рис. 242, *A*), а изъ медианныхъ листочковъ сильнѣе развиваются передніе, а задніе развиты слабѣе. Тычинокъ залагается тоже 4, какъ у ольхи, и расположены онѣ противъ листочковъ околоцвѣтника; но двѣ боковыя тычинки каждаго цвѣтка атрофируются, а переднія и заднія тычинки расщепляются. На первый взглядъ,

развитой мужской цвѣтокъ березы имѣетъ также 4 тычинки, какъ и у ольхи, но тычинки березы имѣютъ по два пыльцевыхъ гнѣзда и какъ бы попарно срались другъ съ другомъ, а тычинки ольхи имѣютъ по 4 пыльцевыхъ гнѣзда и свободны. Такое различіе въ тычинкахъ ольхи и березы и есть слѣдствіе атрофіи двухъ боковыхъ тычинокъ и расщепленія двухъ медіанныхъ тычинокъ.

Женскій дихазій березы (см. рис. 241, 3 и рис. 242, В) имѣетъ всѣ три женскихъ цвѣтка развитые, но изъ прицвѣтныхъ чешуй развиваются здѣсь, такъ же, какъ и въ мужскихъ цвѣтахъ березы, лишь прицвѣтники среднего цвѣтка — α и β , остальные же атрофируются.

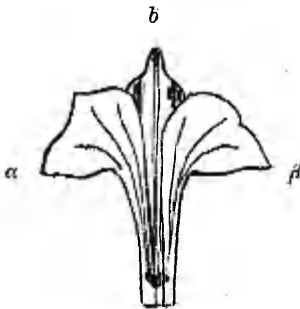


Рис. 243. Береза — *Betula verrucosa*. Кроющая чешуя соплодія, образовавшаяся изъ срастанія прицвѣтныхъ чешуй (α , β) съ собственно кроющей чешуей (b) (по Вармингу).

созрѣваніи вся распадается на части, осыпающіяся и отваливающіяся отъ основного стержня, а не образуютъ такую шишку, какъ у ольхи. Но въ секціи *Costatae* плодовые чешуи очень долго остаются на стержнѣ, хотя онѣ и не деревенѣютъ, какъ у ольхи, орѣшки же этой секціи узкокрылые. Этими признаками березы секціи *Costatae* приближаются скорѣе къ ольхѣ и составляютъ связующее звѣно между



Рис. 242. Диаграммы мужского (А) и женскаго (В) дихазія березы (*Betula*): b — кроющая чешуя, α , β — прицвѣтныя чешуи (по Вармингу).

Эти двѣ прицвѣтныя чешуи — α и β срастаются съ кроющей чешуей b въ одну трехлопастную чешую (см. рис. 243), и въ пазухѣ этой трехлопастной чешуи при созрѣваніи женской сережки (см. рис. 241, 4) находится по 3 орѣшка съ б. и. м. широкими крыльями (см. рис. 241, 5 и рис. 244). Современные березы подраздѣляются на 4 секціи. Изъ нихъ секція *Costatae* является болѣе древней, какъ мы уже видѣли изъ палеонтологическихъ данныхъ (см. стр. 236).

Женская сережка березы при



Рис. 244. Плодъ березы — *Betula verrucosa*, односѣменный орѣхъ съ крыльями (по Вармингу).

обоими родами. Въ этомъ можно видѣть подтвержденіе того, что секція *Costatae* и съ морфологической стороны есть типъ болѣе древній среди березъ.

И береза, и ольха, какъ сказано раньше, существовали уже во времена мѣлового періода; для ольхи это вполнѣ доказано, для березы пока точно еще не установлено. Береза насчитываетъ нынѣ 35 видовъ, б. ч. слабо разграниченныхъ, группирующихся въ 4 секціи, связанные между собою формами переходными, а ольха имѣетъ всего 14 видовъ въ трехъ хорошо разграниченныхъ подродахъ, и виды ея разграничены рѣзче. Зато въ ископаемомъ состояніи мы имѣемъ на 14 нынѣ живущихъ видовъ ольхи болѣе 30 вымершихъ формъ, тогда какъ на 35 видовъ березъ, нынѣ живущихъ, въ ископаемомъ состояніи приходится всего около 40 видовъ. Все это подтверждаетъ предположеніе, что типъ ольхи примитивнѣе типа березы.



Рис. 245. Разрѣзъ пестика березы (*Betula alba* L.): видна двугнѣздная завязь съ двумя висячими обратными сѣмяпочками, по одной въ каждомъ гнѣздѣ (по Непрел и Wilhelm).

Семейство *Betulaceae* имѣетъ завязь у основанія двугнѣздную съ одной висячей обратной сѣмяпочкой въ каждомъ гнѣздѣ и съ 2 столбиками (см. рис. 245). Плюска здѣсь не образуется.

Слѣдующее семейство *Corylaceae* имѣетъ признаки частью болѣе высокой, частью болѣе низкой организаціи, чѣмъ *Betulaceae*. Но въ общемъ *Corylaceae* очень близки къ *Betulaceae*, и многіе современные систематики объединяютъ эти два семейства въ одно.

Corylaceae отличаются отъ *Betulaceae* тѣмъ, что мужскіе цвѣты ихъ (см. рис. 246, B, 247, D, 248, 2) одиночныя, сидятъ въ пазухахъ кроющихъ чешуй (b), голыя, безъ околоцвѣтника, только съ двумя прицвѣтными чешуями (α и β), имѣютъ неопредѣленное количество тычинокъ съ расщепленными нитями (см. рис. 248, 3); тычинки приросли къ прицвѣтнымъ чешуямъ (см. рис. 246, C). У *Corylus*, орѣшника, собственно 4 тычинки, какъ у *Betulaceae*, но вслѣдствіе расщепленія получается впечатлѣніе, что ихъ 8; у *Carpinus*, граба (см. рис. 248, 2, 3), много тычинокъ. Итакъ, мужскіе цвѣты *Corylaceae* построены гораздо проще, чѣмъ у *Betula-*

сеае, и, по своему строенію, они приближаются къ *Juglandaceae*. Зато женскіе цвѣты *Corylaceae* построены сложнѣе, чѣмъ у *Betulaceae*. Женскій цвѣтокъ (см. рис. 246, *D*, *E*, *F*, 247, *G* и 248, 4, 5) имѣетъ незначительный околоцвѣтникъ изъ нѣсколькихъ сросшихся между собою чешуевидныхъ листиковъ, ка-

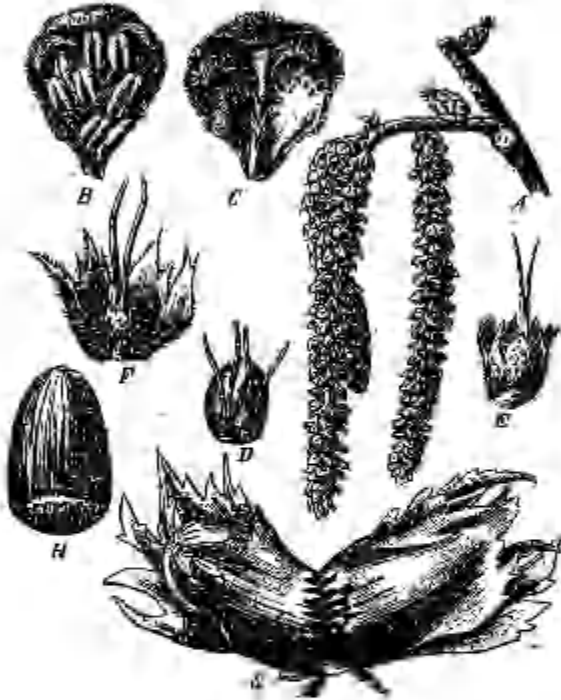


Рис. 246. *Corylus Avellana* L.—орѣшникъ: *A*—вѣтвь съ мужскими и женскими сережками; *B* — мужской цвѣтокъ съ кроющей и двумя прицвѣтными чешуями; *C* — кроющая и прицвѣтная чешуя мужского цвѣтка послѣ удаления тычинокъ; *D* — женскій дихазій съ кроющей чешуей и двумя женскими цвѣтами; *E* — молодой плодъ съ обрастающей его плюскою (cupula), *F* — то же самое съ разрѣзанной вдоль плюскою; *G* — два зрѣлыхъ плода—орѣха, каждый окруженъ своей плюскою; *H*—плодъ, орѣхъ (по Nees, Прантлю и Эйхлеру).

ковыхъ у *Betulaceae* въ женскихъ цвѣтахъ никогда не бываетъ (см. рис. 239, *C* и 242, *B*). Въ пазухѣ каждой кроющей чешуи *b* (см. рис. 246, *D*, 247, *G*, 248, 4) находится двуцвѣтковый дихазій. Средній цвѣтокъ, какъ у *Alnus*'а, при этомъ атрофируется, но прицвѣтныя его чешуи α и β и прицвѣтныя чешуи боковыхъ цвѣтовъ α' , β' и α , β , развиваются полностью и только смѣщаются. Въ результатъ получается, что

каждый женскій цвѣтокъ имѣеть три прицвѣтныхъ чешуи, а именно, двѣ своихъ (α' , β' или α , β) и снаружи, сбоку одну прицвѣтную

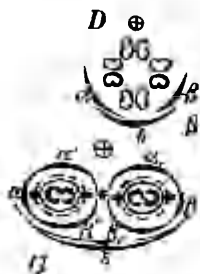


Рис 247. *Corylus avellana* L — орѣшникъ D — диаграмма мужского цвѣтка, L — диаграмма женскаго дихазія, b — кроющая чешуя, α , β — прицвѣтныя чешуи (по Эйхлеру).

чешую срединнаго атрофированнаго цвѣтка (α или β). Эти три прицвѣтныя чешуи срстаются вмѣстѣ и, по созрѣваніи плода, обрастають его б. и. м., образуя такъ называемую плюску или сиріа. Сиріа у разныхъ родовъ семейства *Corylaceae* (а родовъ этихъ 4) устроена различно, но характерная особенность сем. *Corylaceae*, въ отличіе отъ слѣдующаго сем. *Fagaceae*, у котораго тоже имѣется плюска, это то, что плюска *Corylaceae*

(см. рис. 246, E, F, G и рис. 248, 4, 6) несомнѣнно образована изъ прицвѣтныхъ чешуй и всегда заключаетъ въ себѣ одинъ всего цвѣтокъ и одинъ плодъ — орѣхъ (см. рис. 246, H), тогда какъ плюска *Fagaceae* (или *Cupuliferae*), общая для всего дихазія, заключаетъ одинъ или нѣсколько цвѣтовъ и одинъ или нѣсколько плодовъ и гораздо болѣе сложнаго устройства и происхожденія, чѣмъ плюска *Corylaceae*. Завязь *Corylaceae*, такъ же какъ и *Betulaceae*, двугнѣздная,



Рис. 248. Грабъ — *Carpinus Betulus* L.: 1 — вѣтвь съ женской и мужской сережкой; 2 — мужской цвѣтокъ; 3 — раздвоенная тычинка; 4 — женскій дихазій съ двумя женскими цвѣтами; 5 — женскій цвѣтокъ; 6 — плодъ съ плюскою (по Wossidlo).

но съ 1 или 2 сѣмяпочками. Столбикъ съ двумя длинными рыльцами (см. рис. 246, *D*, *E*, *F* и 248, 4, 5).

Corylaceae, повидимому, представляютъ болѣе развитой типъ, чѣмъ *Betulaceae*, м. б. дальнѣйшее ихъ филогенетическое развитіе. Въ ископаемомъ состояніи они извѣстны съ олигоцена и въ мѣловыхъ отложенияхъ пока не найдены. По строенію мужскихъ цвѣтовъ, они стоятъ на болѣе низкой ступени развитія, чѣмъ *Betulaceae*, но, по строенію женскихъ цвѣтовъ и соцвѣтій, ушли гораздо дальше по пути эволюціи послѣднихъ. Опять подтвержденіе закона корреспондирующихъ стадій развитія.

Несомнѣнно самою высокоразвитой группой порядка *Fagales* является семейство *Fagaceae* или *Cupuliferae* — плюсконосныхъ. Это семейство содержитъ въ себѣ 5 родовъ, изъ которыхъ два рода, *Quercus* — дубъ



Рис. 249. Букъ — *Fagus silvatica* L.: *a* — вѣтвь съ женскимъ и двумя мужскими соцвѣтїями; *b* — мужской цвѣтокъ; *c* — обертка мужскихъ соцвѣтїй.

(см. рис. 251) и *Pasania*, какъ мы видѣли, весьма полиморфны и продолжаютъ развиваться и понынѣ. Появились *Fagaceae*, однако, очень давно; они несомнѣнно извѣстны съ мѣлового періода. *Fagaceae* утратили уже эндотропный ростъ пыльцевой трубочки и, насколько изслѣдованы въ этомъ отношеніи, являются типичными порогамными растениями. Сѣмяпочки ихъ съ двумя интегументами, а не съ однимъ, какъ у *Betulaceae* и *Corylaceae*. Мужскіе соцвѣтїя *Fagaceae* стоятъ на болѣе низкой ступени развитія, чѣмъ у *Betulaceae*, приближаясь къ таковымъ же соцвѣтїямъ *Corylaceae* и даже *Juglandaceae*, а именно — мужскіе цвѣты б. ч. одиночные (см. рис. 251, *a*, *b*, 2) на удлинненной оси мужской сережки. Но мужскіе цвѣты *Fagaceae* развитѣе цвѣтовъ *Corylaceae*, ибо послѣдніе, какъ мы видѣли, голые, а

у *Fagaceae* мужскіе цвѣты съ четырех-, пяти-, или шестичленнымъ сростнолистнымъ околоцвѣтникомъ и неопредѣленнымъ количествомъ тычинокъ (см. рис. 249, *b*, 250, *A*, *A'*, 251, *2*, 255, 258); тычинки здѣсь не бываютъ расщепленными. Женскіе цвѣты сидятъ, какъ у *Betulaceae* и у *Corylaceae*, въ дихазіяхъ. Въ этихъ дихазіяхъ могутъ быть развиты всѣ три женскихъ цвѣтка (у *Castanea*, *Pasana*) (см. рис. 250, *B*, 252, 253, *A*, 259, 260), могутъ быть развиты

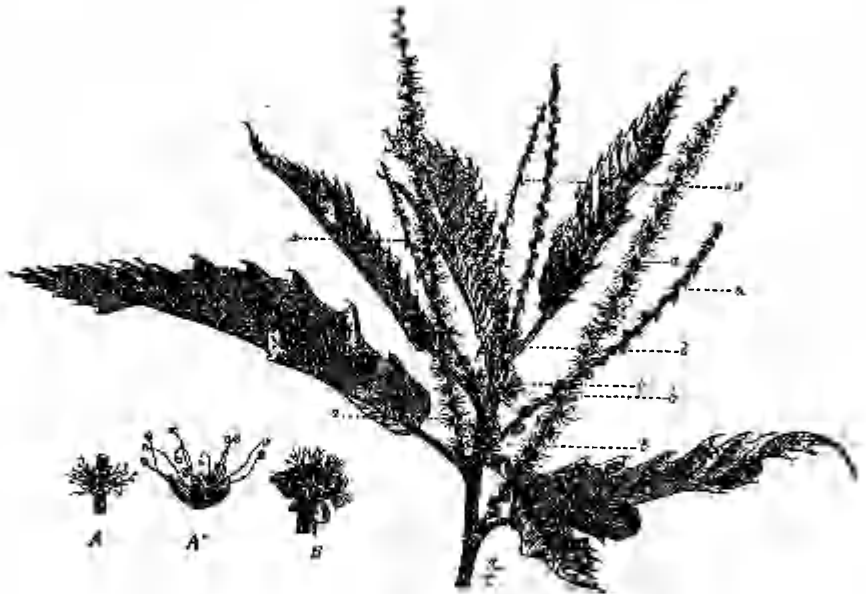


Рис. 250. Каштанъ настоящий — *Castanea sativa* Mill.: вѣтвь съ мужскими (*a*) и женскими (*b*) цвѣтами; *A* — мужской дихазій, *A'* — мужской цвѣтокъ, *B* — женскій дихазій.

два боковыхъ цвѣтка, а средній женскій цвѣтокъ атрофируется (у *Fagus*) (см. рис. 253, *B*, 254, *1*), можетъ быть развитъ одинъ всего средній цвѣтокъ, а боковые атрофируются (у *Quercus*) (см. рис. 251, *4*, 256, 257). Иногда бываютъ женскіе дихазіи болѣе, чѣмъ трехчленные, даже семичленные.

У *Betulaceae* женскіе цвѣты голые, у *Corylaceae* они съ незначительнымъ неопредѣленнымъ по числу членовъ околоцвѣтникомъ. У *Fagaceae* женскіе цвѣты и въ околоцвѣтникѣ, и въ завязи построены по трехчленному типу (признакъ, въ сущности, какъ мы знаемъ, характерный для однодольныхъ). Околоцвѣтникъ женскаго цвѣтка здѣсь всегда надпестичный,

шестилистный, сrostнолистный, двухкруговой, по формулѣ — $3+3$ (см. рис. 252, 253, 254, 2, 256). Пестикъ же состоитъ изъ 3—6 плодолистиковъ (см. рис. 252). Число столбиковъ соотвѣтствуетъ числу плодолистиковъ. Завязь трехгнѣздная или шестигнѣздная, съ 2-мя сѣмяпочками въ каждомъ гнѣздѣ (см. рис. 252, 253, B); но изъ всѣхъ сѣмяпочекъ завязи развивается лишь одна, остальные гнѣзда завязи и остальные сѣмяпочки атрофируются. Плодъ — односѣмный орѣхъ, заключенный въ плюску (см. рис. 251, 5, 252, 253, 254, 1, 3). Плюска или сиріа здѣсь однакоже общая для всего дихазія, содержитъ либо одинъ, либо 2, либо 3, либо нѣсколько женскихъ цвѣтовъ, смотря по развитію женскаго дихазія, и столько же, слѣдовательно, орѣховъ. Плюска эта обыкновенно деревянистая, на внѣшней поверхности покрыта чешуями или иглами. Она либо совершенно обрастаетъ зрѣлые орѣхи и тогда, при созрѣваніи, орѣховъ, раскрывается створками (у каштана, бука) (см. рис. 254, 3), либо обрастаетъ орѣхъ (желудь) у основанія, въ видѣ чашечки или блюдечка (см. рис. 251, 5).



Рис. 251. Дубъ — *Quercus pedunculata* Ehrh. : 1 — вѣтвь съ мужскими (a, b) и женскими (c) сережками; 2 — два мужскихъ цвѣтка; 3 — женскій цвѣтокъ (дихазія); 4 — женскій цвѣтокъ (дихазія), въ продольномъ разрѣзѣ; 5 — плодъ, орѣхъ (желудь) съ плюской и пустая плюска.

Происхожденіе плюски *Fagaceae* въ точности не установлено; на этотъ счетъ имѣются два противоположныхъ мнѣнія. По изслѣдованіямъ Эйхлера, плюска *Cupuliferae* состоитъ изъ сросшихся прицвѣтниковъ, окружающихъ собою весь дихазій. При этомъ принимаютъ участіе въ образованіи плюски прицвѣтники боковыхъ цвѣтовъ (α, β , и α', β'),

а прицвѣтники срединнаго цвѣтка (α , β), равно покровная чешуя b , непосредственнаго участія въ образованіи плюски не принимаютъ, какъ видно изъ прилагаемой діаграммы дихазія



Рис. 252. Каштанъ настоящий — *Castanea sativa* Mill.: C — діаграмма женскаго дихазія (по Эйхлеру); b — кроющая чешуя; α , β — прицвѣтныя чешуи; внутри дихазія три женскихъ цвѣтка съ двучленными трехчленными покровами.

каштана (см. рис. 252 и срав. съ рис. 259, 260). По мнѣнію другихъ изслѣдователей, плюска *Fagaceae* не есть производное однихъ только прицвѣтниковъ боковыхъ цвѣтовъ дихазія α , β , и α' , β' , а образована кольцевымъ выростомъ оси соцвѣтія, окружающимъ прицвѣтники и включающимъ ихъ при своемъ дальнѣйшемъ разрастаніи; чешуйки же и иглы плюски, во всякомъ случаѣ, представляютъ отчасти упомянутые прицвѣтники бо-

выхъ цвѣтовъ дихазія (см. рис. 259 и 260).

У *Pasania* плюска (см. рис. 253, A) еще сложнѣе. Каждый цвѣтокъ трехчленнаго дихазія *Pasania* имѣетъ свою плюску (c), какъ и у *Corylaceae*, такого же, однако, строенія и происхожденія, какъ у дуба, и затѣмъ все это, вмѣстѣ взятое, весь дихазій, окружается шестью верхушечными разрастающимися листьями соцвѣтія (v). Такимъ образомъ *Pasania* до

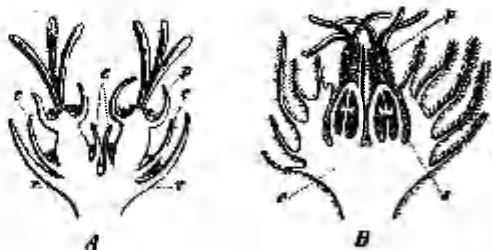


Рис. 253. Продольные разрѣзы женскихъ дихазіевъ: A — *Pasania fenestrata* Oerst.; видны два женскихъ цвѣтка, третій цвѣтокъ, находившійся позади, не попалъ на разрѣзъ; v — прицвѣтныя чешуи дихазія, c , s — частная плюска единичныхъ женскихъ цвѣтовъ, p — околоцвѣтникъ; B — букъ, *Fagus sylvatica* L.: p — околоцвѣтникъ, s — сѣмяпочка, c — плюска всего дихазія (по Эйхлеру и Прантлю).

нѣкоторой степени объединяетъ *Fagaceae* съ *Corylaceae*, а такъ какъ въ мѣловыхъ и третичныхъ отложеніяхъ мы видѣли ископаемые виды дубовъ, имѣющіе признаки частью *Quercus*'а, частью *Pasania*, то надо думать, что родъ *Pasania* весьма древній и м. б. является прототипомъ семейства *Fagaceae*.

Изъ всего вынесказаннаго явствуешь, что три семейства порядка *Fagales* представляютъ различные типы этого порядка; наиболее простой типъ — *Betulaceae*, наиболее сложный — *Fagaceae*, и до нѣкоторой степени промежуточный между ними типъ, это — *Corylaceae*.

Вмѣстѣ съ тѣмъ, порядокъ *Fagales* представляетъ дальнѣйшее развитие типа сережкоцвѣтныхъ растений, какъ онъ выраженъ въ порядкахъ *Myricales* и *Juglandales*. Если мы прибавимъ сюда



Рис. 254. Букъ — *Fagus silvatica* L.: 1 — женское соцвѣтѣ, 2 — женскій цвѣтокъ, 3 — зрѣлое соплодіе съ двумя орѣхами и плюскою, отогнутою внизъ и четырехлопастною (по Hempel и Wilhelm).



Рис. 255. Мужской цвѣтокъ дуба — *Quercus Robur* L.

еще мало изученныя пока семейства *Julianiaceae* и *Balanopsidaceae* съ ихъ ограниченными ареалами географическаго распространенія подъ тропиками и своеобразными морфологическими строеніями цвѣтовъ и плюски, то мы получимъ группу такихъ порядковъ, которые во всякомъ случаѣ не стоятъ столь изолировано въ системѣ, какъ порядки *Verticillatae*, *Piperales* и *Salicales*, и которые представляютъ разныя ступени развитія, то болѣе, то менѣе совершенныя, одного общаго типа древесныхъ растений, издавна, со временъ мѣловаго періода, приспособленныхъ къ вѣтроопыленію, отчасти и къ вѣтрообсѣмененію, и во всякомъ случаѣ, по моему мнѣнію, искони имѣющихъ эти черты своего развитія.

Въ широкомъ видѣ проявляющіяся явленія атрофіи и расщепленія органовъ, которыя мы встрѣчаемъ особенно у высшихъ представителей этихъ сережкоцвѣтныхъ анемофильныхъ растений едва-ли говорить



Рис. 256. Женскій цвѣтокъ (дихазій) дуба — *Quercus Robur* L.

за то, что цвѣты этихъ растений развились изъ болѣе полныхъ цвѣтовъ путемъ атрофіи, какъ хотятъ это доказать



Рис. 257. Продольный разрѣзъ женскаго цвѣтка (дихазія) *Quercus Robur* L. — дуба: с — плюска (по Нешпел и Wilhelm).

нѣкоторые ботаники. Эти явленія атрофіи, расщепленія тычинокъ и другія подобныя имъ, представляютъ резуль-

татъ лучшаго, болѣе совершеннаго приспособленія къ вѣтроопыляемости или къ образованію и распространенію плодовъ; но сама вѣтроопыляемость представляетъ у нихъ

такой же исконный, начальный способъ опыленія, какимъ онъ является, на примѣръ,

у всѣхъ голосѣменныхъ.

Нѣкоторые намеки на слияніе половъ, которые мы встрѣчаемъ въ изученныхъ семействахъ, въ видѣ обоеполага соцвѣтія [это

явленіе встрѣчается и у *Fagales*: на примѣръ,

у каштана (*Castanea*) соцвѣтія, представляю-

щія торчащія

кверху сережки,

часто бываютъ

внизу съ женскими,

вверху съ мужскими

цвѣтами

(см. рис. 250, а, б)],

или появленія въ

мужскихъ цвѣтахъ

зачаточныхъ жен-

скихъ органовъ,

или, наконецъ, иногда, въ видѣ

исключенія, даже цвѣтовъ обоепо-

лыхъ, по моему мнѣнію, никоимъ

образомъ въ этихъ порядкахъ

нельзя разсматривать, какъ дока-

зательство, что цвѣты этихъ расте-

ній первоначально были обоеполые и сдѣлались двуполыми

вслѣдствіе вторичнаго своего приспособленія къ вѣтровому



Рис. 258. Мужской цвѣтокъ каштана — *Castanea sativa* Mill.



Рис. 259. Женское частичное соцвѣтіе (дихазія) каштана — *Castanea sativa* Mill.



Рис. 260. Женское частичное соцвѣтіе (дихазія) каштана (*Castanea sativa* Mill.), нѣсколько болѣе развитое, чѣмъ на рис. 259, и часть плюски снята (по Нешпел и Wilhelm).

опыленію. Раздѣльнополость всѣхъ этихъ порядковъ — такое же первичное явленіе, какъ и у растений голосѣменныхъ или разноспоровыхъ папоротникообразныхъ. И случаи слитнополости, наблюдаемые здѣсь, какъ единичныя явленія, на различныхъ стадіяхъ развитія: переходъ отъ двудомности къ однодомности, соединеніе раздѣльнополыхъ цвѣтовъ въ одномъ и томъ же соцвѣтіи, появленіе зачатковъ (именно зачатковъ, а не атрофированныхъ органовъ) женскихъ половыхъ органовъ въ мужскихъ цвѣтахъ — это первыя попытки природы отъ раздѣльнополости перейти къ двуполости. Но такъ какъ при вѣтровомъ опыленіи, искони свойственнымъ этимъ растеніямъ, слитнополость менѣе выгодна, чѣмъ раздѣльнополость, то эти попытки и остаются попытками, не находя достаточныхъ основаній въ естественномъ отборѣ и борьбѣ за существованіе выработать слитнополые цвѣты, столь удобные для перекрестнаго опыленія при помощи насѣкомыхъ и столь мало практичныя при опыленіи при помощи вѣтра. Я знаю, что эту точку зрѣнія мою многіе ботаники, морфологи и систематики, не раздѣляютъ, но для меня несомнѣнно ясно, что изученные нами пока низшіе типы покрытосѣменныхъ — первично-простые, первично-раздѣльнополые и первично-вѣтроопыляемые. Начало всѣхъ этихъ типовъ для насъ пока еще неизвѣстно; ихъ предковъ, ихъ прототиповъ палеонтологія намъ еще не открыла; но эти начальныя самостоятельныя ряды безпокровныхъ или однопокровныхъ покрытосѣменныхъ несомнѣнно происхожденія очень стараго и представляютъ во всякомъ случаѣ въ ряду

? —> *Myricales* —> *Juglandales* —> *Fagales*

довольно наглядный примѣръ все усовершенствующейся организациі, при постоянномъ, однако, условіи приспособленія цвѣтовъ къ опыленію при помощи вѣтра, а не насѣкомыхъ.

Лекція тринадцатая.

Кропивоцвѣтныя — *Urticales*.

Порядокъ *Urticales* представляетъ дальнѣйшее развитіе и какъ бы усложненіе изученныхъ нами на прошлыхъ лекціяхъ порядковъ *Myricales*, *Juglandales* и *Fagales*. Эти послѣдніе порядки представлены были, какъ вы, конечно, помните, приспособленными къ вѣтровому опыленію древесными породами, съ раздѣльнополыми голыми или однопокровными мелкими цвѣтами, собранными въ сережчатые простыя или болѣе сложныя соцвѣтія. Въ составъ порядковъ этихъ входило небольшое количество б. ч. ясно разграниченныхъ родовъ, группирующихся въ каждомъ порядкѣ въ одно или нѣсколько всего семействъ, главнымъ образомъ распространенныхъ въ сѣверномъ полушаріи и имѣвшихъ максимумъ своего развитія въ третичный періодъ, когда порядки эти были представлены гораздо большимъ количествомъ видовъ, имѣвшихъ циркумполярное географическое распространеніе и возникшихъ, повидимому, въ арктическихъ странахъ.

Порядокъ *Urticales* — кропивоцвѣтныхъ, имѣя, подобно предыдущимъ порядкамъ, еще очень примитивную организацію раздѣльнополыхъ цвѣтовъ, приспособленныхъ къ вѣтроопыляемости, является, однако, весьма расчлененной и сильно дифференцированной группой современнаго растительнаго царства, главнымъ образомъ приуроченной къ странамъ тропическимъ. По своему географическому распространенію, *Urticales* скорѣе напоминаютъ намъ *Piperales*, чѣмъ вышеупомянутые сережкоцвѣтные порядки. Цвѣты *Urticales* циклическіе, гомотламидные, рѣдко голые, б. ч. дву-

членные, рѣже трех- или пятичленные; они раздѣльно-полые, рѣже слитнополые, тычинки противостоятъ листикамъ околоцвѣтника и б. ч. въ одинаковомъ съ ними числѣ, рѣже ихъ больше. Плодолистиковъ 2 или 1, что ясно выражается образованіемъ двухъ или одного рыльца. Завязь, въ противоположность *Juglandales* и *Fagales*, верхняя, а не нижняя; въ этомъ отношеніи эти

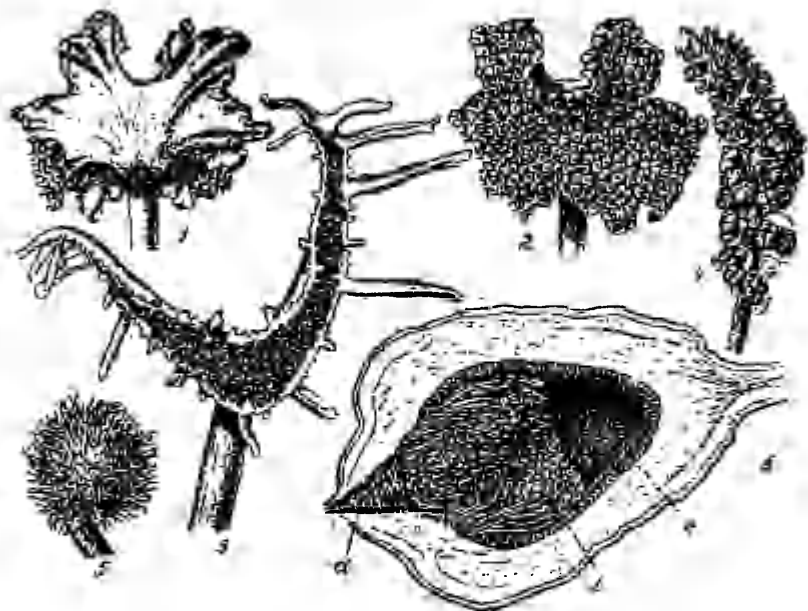


Рис. 261. Соцвѣтія *Moraceae*: 1, 2, 3 — соцвѣтія разныхъ видовъ рода *Borstenia*; 4 — мужское соцвѣтіе *Broussonetia papyrifera* (L.) Vent.; 5 — женское соцвѣтіе того же растенія; 6 — соцвѣтіе *Ficus pumila* L.: а — безплодные листья, б — мужские цвѣты, с — женские цвѣты (по Веттштейну).

два порядка, согласно закону корреспондирующихъ стадій развитія, ушли какъ бы дальше впередъ по пути эволюціи, чѣмъ *Urticales*. Завязь у *Urticales* одногнѣздная, односѣменная; сѣмяпочка съ двумя интегументами; сѣмя съ бѣлкомъ или безъ бѣлка. Плодъ — орѣхъ или костянка, въ образованіи которой принимаютъ участіе и листочки околоцвѣтника. Отставши въ филогенетическомъ развитіи своемъ отъ *Juglandales* и *Fagales* своей верхней завязью, *Urticales* ушли значительно дальше впередъ своими сложными соцвѣтіями, а зачастую и соплодіями. Въ общемъ цвѣты

Urticales собраны въ цимозныя соцвѣтія, частный слу-



Рис. 262. Мужское соцвѣ-
тіе *Elatostema ficoides* изъ
семейства *Urticaceae* (по
Weddell).

чай которыхъ представляютъ дыха-
зальныя соцвѣтія, съ которыми мы
ближе познакомились прошлый разъ,
изучая *Fagales*. Рѣдко у *Urticales* встрѣ-
чаются цвѣты одиночные; если же они
собраны въ цимозныя соцвѣтія, то въ
образованіи и дальнѣйшемъ усложненіи
этихъ соцвѣтій нерѣдко принимаетъ
значительное участіе ось соцвѣтія,
сильно разрастающаяся, такъ что полу-
чаются подчасъ весьма сложно-устро-
енныя соцвѣтія (см. рис. 261), вродѣ,
напримѣръ, тѣхъ, которыя мы встрѣ-
чаемъ у *Dorstenia* (фиг. 1, 2, 3), *Ficus*
(фиг. 6), *Artocarpus* (тропическое хлѣб-
ное дерево), *Elatostema* (см. рис. 262) и др.



Рис. 263. Кожица *Boehmeria* изъ семейства *Urticaceae*, съ
цистолитомъ, сильно увеличено (по de Bary).

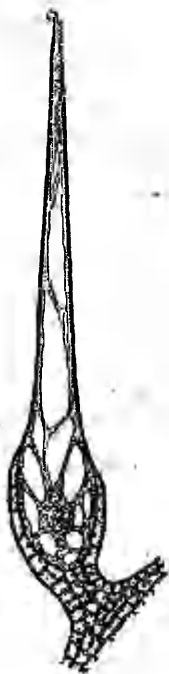


Рис. 264. Жгучій
млосокъ *Urtica
urens*, сильно уве-
личен. (по Клу).

Urticales б. ч. деревья или кустарники
тропическихъ странъ, рѣже травы; листья у
нихъ съ прилистниками. Въ анатомическомъ
строении замѣчается рядъ особенностей; такъ,
обыкновенно, въ ихъ тканяхъ наблюдаются
цистолиты (см. рис. 263), многие *Urticales* обла-
даютъ млечными сосудами и дающимъ кау-
чукъ млечнымъ сокомъ (*Ficus*); очень хорошо
развиты у другихъ *Urticales* длинныя, эластич-
ныя лубяныя волокна, дающія матеріалъ для
пряжи, для приготовления бумаги и т. д. (напри-
мѣръ, *Broussonetia*, *Boehmeria*, *Cannabis* и др.).
Характерно также развитіе на ихъ вегетатив-
ныхъ органахъ, въ особенности на листьяхъ,
у многихъ видовъ этого порядка жесткихъ,

иногда, какъ у кропивы (*Urtica*), жгучихъ волосковъ (см. рис. 264). Жгучіе волоски нѣкоторыхъ тропическихъ видовъ *Urticaceae* производятъ весьма ядовитый жгучій сокъ, по сравненію съ которымъ ожоги нашей обыкновенной кропивы представляютъ сущій пустякъ; съ другой стороны и въ млечномъ сокѣ нѣкоторыхъ *Moraceae* обнаруживается присутствіе крайне ядовитыхъ алкалоидовъ; такъ, млечный сокъ дерева *Antiaris toxicaria* (см. рис. 265), растущаго на Явѣ, доставляетъ дикарямъ сильный ядъ, которымъ они отравляютъ свои стрѣлы. Дерево это воспѣто было Пушкинымъ подъ именемъ анчара (анчаръ-упасъ, древо яда) въ извѣстномъ стихотвореніи его, которое, я не могу воздержаться, чтобы вамъ его не напомнить:

Анчаръ.

Въ пустынѣ чахлой и скупой,
На почвѣ, зноемъ раскаленной,
Анчаръ, какъ грозный часовой
Стоитъ, одинъ во всей вселенной.

Природа жаждущихъ степей
Его въ день гнѣва породила,
И зелень мертвую вѣтвей,
И корень ядомъ напоила.

Ядъ каплетъ сквозь его кору,
Къ полудню растопясь отъ зною,
И застываетъ ввечеру
Густой, прозрачною смолою.

Къ нему и птица не летитъ,
И тигръ нейдетъ, лишь вихорь черный
На древо смерти набѣжитъ —
И мчится прочь уже тлетворный.

И если туча ороситъ,
Блуждая, листь его дремучій,
Съ его вѣтвей ужъ ядовитъ
Стекаетъ дождь въ песокъ горючій.

Но человѣка человѣкъ
Послалъ къ Анчару властнымъ взглядомъ:
И тотъ послушно въ путь потекъ
И къ утру возвратился съ ядомъ.

Принесъ онъ смертную смолу,
Да вѣтвь съ увядшими листьями —
И потъ по блѣдному челу
Струился холодными ручьями,

Принесъ — и ослабѣлъ, и легъ
Подъ сводомъ шалаша, на лыки,
И умеръ бѣдный рабъ у ногъ
Непобѣдимаго владыки.

А царь тѣмъ ядомъ напиталъ
Свои послушныя стрѣлы,
И съ ними гибель разослалъ
Къ сосѣдямъ въ чуждые предѣлы.



Рис. 265. Анчаръ-упашъ — *Antiaris toxicaria* Leschenault: А — вѣтвь въ $\frac{1}{2}$ естественной величины съ мужскими соцветіями (b) и женскими цвѣтами (c); В — часть мужского соцветія въ продольномъ разрѣзѣ, увелич. въ 6 разъ; С — женскій цвѣтокъ, увелич. въ 4 раза (по Baillon).

Къ порядку *Urticales* относятся четыре семейства — *Ulmaceae*, *Moraceae*, *Cannabaceae* и *Urticaceae*, изъ которыхъ два семейства — *Moraceae* и *Urticaceae* отличаются сильнымъ полиморфизмомъ, богатствомъ родовъ и видовъ, ихъ составляющихъ, и разнообразіемъ, въ особенности подъ тропиками. Энглеръ признаетъ всего три семейства этого порядка, причисляя *Cannabaceae* — коноплевая къ семейству *Moraceae*, но я предпочитаю, слѣдуя Вармингу и Веттштейну, разсматривать семейство *Cannabaceae*, какъ самостоятельное.

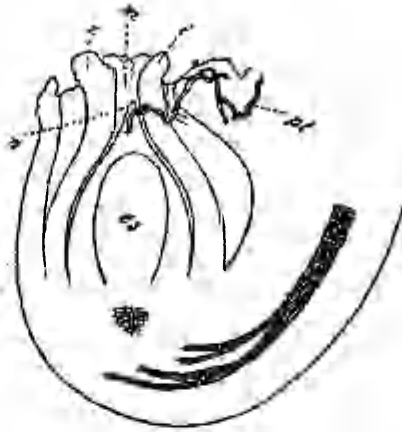


Рис. 266. Сѣмяпочка *Ulmus laevis*. Пыльцевая трубочка (*pt*) проходитъ изъ сѣмяножки во внутренній покровъ (*i*), а изъ него въ nucellus (*n*); *es* — зародышевый мѣшокъ, *m* — сѣмявходъ, увел. въ 200 разъ (по Навашину).

Вмѣстѣ съ цѣлымъ рядомъ признаковъ прогрессивныхъ,

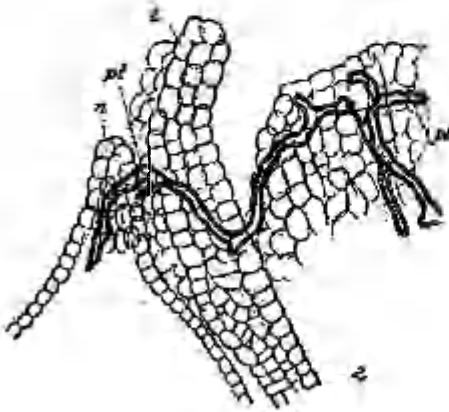


Рис. 267. Часть предыдущаго рисунка, при болѣе сильномъ увеличеніи, до 600 разъ: *pt* — пыльцевая трубочка, *n* — nucellus, *i* — внутренній покровъ сѣмяпочки (по Навашину).

порядокъ *Urticales* обладаетъ одной особенностью, указывающей на очень древнее его происхожденіе, а именно — халазогаміей, наблюдаемой у нѣкоторыхъ типовъ этого порядка и сближающей этимъ самымъ порядокъ *Urticales* съ порядками *Verticillatae*, *Juglandales* и частью *Fagales*. На основаніи весьма интересныхъ изслѣдованій Наванина надъ оплодотвореніемъ у *Ulmus'a*,

мы видимъ здѣсь, однако, не типичную халазогамію, а постепенный переходъ ея къ порогаміи (см. рис. 266 и 267).

Хотя у *Urticales* несомнѣнно наблюдается очень большое сходство съ другими ранѣе изученными порядками *Monochlamydeae*, но, по мнѣнію Веттштейна, прямой филогенетической связи между *Urticales* и какимъ-либо другимъ порядкомъ однопокровныхъ установить нельзя; во всякомъ случаѣ, ближе всего стоитъ порядокъ этотъ къ *Pagales*. Что касается взаимныхъ отношеній четырехъ входящихъ въ составъ его семействъ, то они настолько морфологически близки другъ къ другу, что Веттштейнъ думаетъ, что м. б. лучше соединить ихъ въ одно семейство. Мнѣ кажется это мнѣніе, однако, преувеличеннымъ.

Я сказалъ уже выше, что порядокъ *Urticales* отличается особымъ полиморфизмомъ. Чтобы дать вамъ объ этомъ наглядное понятіе въ цифрахъ, я приведу числовыя данныя о количествахъ родовъ и видовъ, входящихъ въ составъ какъ четырехъ семействъ порядка *Urticales*, такъ и въ составъ семействъ нѣкоторыхъ ранѣе изученныхъ однопокровныхъ растений.

			Число родовъ	Число видовъ	Съ какого времени извѣстны въ ископаемомъ состояніи.
Пор. <i>Myricales</i>	1 сем.	<i>Myricaceae</i>	1	40	Въ третичныхъ отложеніяхъ.
„ <i>Juglandales</i>	1 сем.	<i>Juglandaceae</i>	6	32	Въ третичныхъ и въ верхне-мѣловыхъ отложеніяхъ.
„ <i>Fagales</i>	3 сем.	<i>Betulaceae</i>	2	50	Въ мѣлов. отлож. и въ олигоцѣнѣ.
		<i>Corylaceae</i>	4	22	Съ олигоцена.
		<i>Fagaceae</i>	5	350	Съ олигоцена и въ мѣлов. отлож.
„ <i>Urticales</i>	4 сем.	<i>Ulmaceae</i>	13	130	Съ олигоцена.
		<i>Moraceae</i>	53	900	Въ третичныхъ и мѣлов. отлож.
		<i>Cannabaceae</i>	2	3	
		<i>Urticaceae</i>	41	500	Въ третичныхъ отложеніяхъ.

Такимъ образомъ, въ общемъ, порядокъ *Juglandales* представленъ нынѣ на земномъ шарѣ 6-ю родами и всего 32 видами, порядокъ *Fagales* — 11-ю родами и 420 видами, а порядокъ *Urticales* — 109 родами и болѣе чѣмъ 1500 видами. По количеству видовъ, принадлежащій главнымъ образомъ тропикамъ, порядокъ *Urticales* можетъ быть сравненъ изъ ранѣе распространенныхъ покрытосѣменныхъ растений лишь съ порядкомъ *Piperales*, тоже тропическимъ, ибо и въ этомъ послѣднемъ порядкѣ насчитывается болѣе 1000 видовъ; но только эти 1000 видовъ *Piperales* распредѣляются среди 16 родовъ, а 1500 видовъ *Urticales* приходятся на 109 родовъ.

Слѣдующая табличка показываетъ разницу въ числовыхъ отношеніяхъ между обоими порядками.

	Среди <i>Piperales</i>	Среди <i>Urticales</i>
Монотипныхъ родовъ	4	35
Родовъ олиготипныхъ, содержащихъ .отъ 2—10 видовъ	7	52
„ „ „ „ 10—20 „	3	10
Полиморфныхъ родовъ, содержащихъ отъ 20—600 „	2	12

Среди *Piperales* мы имѣемъ лишь два крупныхъ рода—*Piper* (600 видовъ) и *Peperomia* (400 видовъ). Среди *Urticales* наиболѣе полиморфные роды будутъ слѣдующіе:

Ficus — 600 вид. изъ сем. *Moraceae* (см. рис. 261, 6, 268, 272, 280).

Pilea — 100 „ „ „ *Urticaceae*

Celtis — 60 „ „ „ *Ulmaceae* (см. рис. 270).

Далѣе крупными родами можно считать:

Изъ сем. *Ulmaceae* родъ *Trema* — 30 в.

„ „ *Moraceae* „ *Dioscorea* — 50 „ (см. рис. 261, 1, 2, 3).

Artocarpus — 40 „

Cecropia — 30—40 в. (см. рис. 273).

Изъ сем. *Urticaceae* „ *Urtica* — 30 в. (см. рис. 271, 285).

Laportea — 25 „ (см. рис. 288).

Elatostema — 50 „ (см. рис. 262).

Boehmeria — 45 „ (см. рис. 263, 286).

Pouzolzia — 35 „

Такимъ образомъ амплитуда морфологическаго колебанія въ предѣлахъ *Urticales* гораздо значительнѣе, чѣмъ въ предѣлахъ *Piperales*, а это вполне согласуется съ болѣе высокой организаціей типа *Urticales*, по сравненію съ *Piperales*.

Раньше, при изученіи порядковъ *Myricales*, *Juglandales* и *Fagales*, я указывалъ вамъ на то, что эти порядки мы можемъ разсматривать, какъ типы очень древніе, не только на основаніи простоты ихъ морфологическаго строенія, но и на основаніи данныхъ палеонтологическихъ, съ убѣдительною доказывающихъ, что типы эти существовали на земномъ шарѣ издавна, уже во времена третичнаго періода, а многіе изъ нихъ даже въ концѣ мѣлового періода, и притомъ въ формахъ б. и. м. близкихъ къ современнымъ типамъ этихъ порядковъ. Ихъ анемофилія и связанная съ ней простота

строенія цвѣтка — есть явленіе весьма древнее, ведущее начало свое съ конца мѣлового и первыхъ временъ третичнаго періода. При этомъ какъ разъ семейства, входящія въ составъ этихъ трехъ порядковъ, представлены весьма богато въ ископаемомъ состояніи и въ формахъ, опредѣленіе которыхъ и отнесеніе къ тому или иному семейству б. ч. не подлежитъ сомнѣнію, ибо представлены онѣ не только отпечатками листьевъ, но и многочисленными находками цвѣтовъ, соцвѣтій и плодовъ этихъ растений. И тѣмъ не менѣе, мы въ древнѣйшихъ отложеніяхъ, среди которыхъ вообще встрѣчаются цвѣтковые растенія, не находимъ какихъ-либо вымершихъ родовъ этихъ семействъ.

Нѣсколько иную уже картину представляютъ намъ семейства порядка *Urticales*. Въ общемъ надо сказать, что, несмотря на разнообразіе и богатство формами нынѣ живущихъ представителей этого порядка, въ ископаемомъ состояніи они встрѣчаются весьма рѣдко, гораздо рѣже, чѣмъ *Juglandales* или *Fagales*. При томъ же далеко не всѣ ископаемые остатки, относимые къ этому растительному типу, могутъ быть съ увѣренностью причислены именно къ *Urticales*. И, несмотря на такой отрывочный палеонтологическій матеріалъ, мы среди *Urticales* находимъ типы, уже вымершіе, особые ископаемые роды. Такъ, къ семейству *Moraceae* фитопалеонтологами, кромѣ живущихъ нынѣ 53 родовъ, относятся два вымершихъ рода: *Protoficus* Saporta, въ 4 видахъ, найденный въ травертинахъ Сэзанпе, и *Eremophyllum* Lesquereux, найденный въ верхне-мѣловыхъ отложеніяхъ Сѣверной Америки. Первый родъ извѣстенъ лишь въ видѣ обломковъ листьевъ, похожихъ на листья ископаемыхъ *Ficus crenata* Unger и *P. asarifolia* Ettingsh., но какъ эти палеонтологическіе остатки, такъ и остатки *Protoficus*'а должны быть относимы къ семейству *Moraceae* лишь съ большимъ сомнѣніемъ и представляютъ матеріалъ настолько скудный и неудовлетворительный, что, если даже допустить вѣрность опредѣленія ихъ, какъ *Moraceae*, мы по нимъ не можемъ составить себѣ какое-либо представленіе о вымершихъ типахъ этого семейства.

Нѣсколько полнѣе палеонтологическій матеріалъ, относимый къ семейству *Urticaceae*. Тутъ, кромѣ остатковъ родовъ нынѣ живущихъ этого семейства, извѣстно въ настоящее время до 5 родовъ вымершихъ, найденныхъ въ нижнихъ и

въ особенности въ верхнихъ мѣловыхъ отложеніяхъ Европы, Сѣверной Америки и Гренландіи. Нѣсколько видовъ вымершаго рода *Macclintockia* Неег прослѣжены, начиная съ верхне-мѣловыхъ отложеній Гренландіи, до нижняго эоцена западной Европы (*Gelinden*) и міоцена Гренландіи. Остатки листьевъ вымершаго рода *Protophyllum* Lesquereux, найденные въ мѣловыхъ отложеніяхъ Канзаса и Небраски, имѣютъ отдаленное сходство съ листьями современной *Laportea Gigas*. Но въ общемъ и эти находки трудно съ полной увѣренностью относить къ семейству *Urticaceae*, ибо онѣ очень не полны, и если и относятся къ *Urticaceae*, также весьма мало даютъ намъ понятія о вымершихъ предкахъ этого семейства. Для верхне-мѣловыхъ отложеній очень характеренъ родъ *Credneria* Zepkeg, встрѣчающійся нерѣдко въ этихъ отложеніяхъ и относимый фитопалеонтологами къ семейству *Urticaceae*. Но съ такимъ же правомъ можно отнести эти характерныя верхне-мѣловыя ископаемыя къ *Malvales* или *Hamamelidales*. Два вида ископаемаго рода *Ettingshausenia* Stiehler, найденные въ нижне-мѣловыхъ отложеніяхъ Саксоніи, м. б. относятся къ семейству *Urticaceae*, а м. б. къ *Moraceae* или *Ulmaceae*; наконецъ, ихъ можно причислить и къ семействамъ *Sterculiaceae* или *Hamamelidaceae*.

Изъ этихъ палеонтологическихъ данныхъ можно сдѣлать лишь одинъ, да и то предварительный выводъ, что м. б. *Urticales* существовали на земномъ шарѣ уже въ мѣловомъ періодѣ и были представлены тогда типами, частью отличимыми отъ нынѣ живущихъ и вымершими въ теченіе третичнаго періода; но каковы именно были эти вымершіе типы, если даже они дѣйствительно относятся къ *Urticales*, это намъ въ точности далеко не извѣстно. Изъ живущихъ въ настоящее время родовъ *Urticales* въ ископаемомъ состояніи въ мѣловыхъ отложеніяхъ Гренландіи найдены остатки нынѣ тропическаго рода *Artocarpus* (хлѣбнаго дерева), и нерѣдки остатки тропическаго рода *Ficus* (каучуковаго дерева). Особенно многочисленны палеонтологическія находки, относимыя къ роду *Ficus*; хотя многія изъ нихъ также весьма сомнительны и м. б. даже не относятся къ *Urticales*, однако, другія несомнѣнно принадлежатъ роду *Ficus*. Изъ этихъ данныхъ можно сдѣлать выводъ, что родъ *Ficus*, представленный нынѣ 600 тропическими видами, въ мѣловую эпоху былъ рас-

пространенъ на сѣверъ до Гренландіи, въ третичномъ періодѣ, вплоть до верхняго миоцена, виды рода *Ficus* существовали еще въ Сѣверной Америкѣ и Европѣ, но въ то же время родъ этотъ распространенъ былъ и на островахъ Малайскаго Архипелага и, вѣроятно, въ Австраліи (если описанный Этингсгаузеномъ *Ficonium Solandri* Ett. дѣйствительно относится къ роду *Ficus*). Въ настоящее время изъ всего

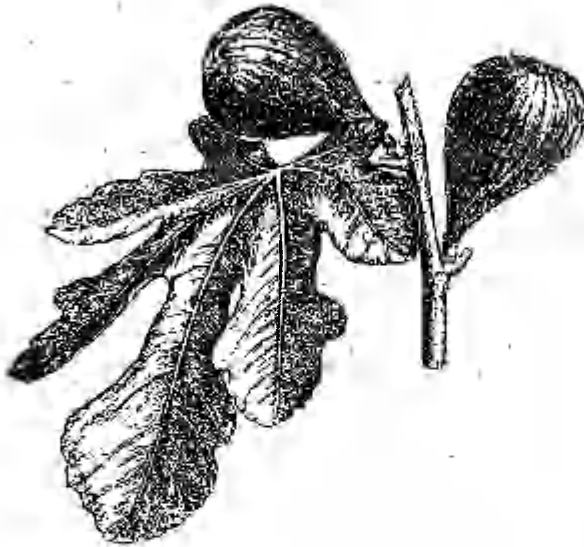


Рис. 268. *Ficus Carica* L. — смоковница, инжиръ или фиговое дерево.

обширнаго рода *Ficus* въ Европѣ, да и то лишь на югѣ ея, въ средиземноморской области, встрѣчается въ дикомъ состояніи и обильно культивируется одинъ лишь видъ этого рода — *Ficus Carica* L. (см. рис. 268), дающій извѣстные плоды — винныя ягоды или фиги. *Ficus Carica* L. найденъ былъ

въ ископаемомъ состояніи въ четвертичныхъ отложенияхъ Монпелье, Парижа и Тосканны, не только въ видѣ листьевъ, но также и остатковъ плодовъ, и, слѣдовательно, существовалъ въ средиземноморской области въ дикомъ видѣ задолго до начала исторической жизни на югѣ Европы. Другіе роды *Urticales* въ ископаемомъ состояніи встрѣчаются довольно рѣдко въ болѣе молодыхъ геологическихъ отложенияхъ, чаще, напримѣръ, въ плуценѣ, отчасти въ олигоценѣ; сомнительныя ископаемыя этого порядка м. б. встрѣчаются и въ эоценѣ. Полнѣе представлено въ ископаемомъ видѣ семейство *Ulmaceae*, но и оно далеко не найдено столь полно, какъ, напримѣръ, семейства *Juglandaceae* или *Fagaceae*, такъ что объ

исторіи развитія типа *Urticales* мы можемъ главнымъ образомъ судить лишь по его современному географическому распространению, а не по даннымъ фитопаалеонтологіи. Поэтому мы и перейдемъ къ разсмотрѣнію географическаго распространения порядка *Urticales*, представляющаго нѣкоторыя особенности.

Семейство *Urticaceae*, состоящее исключительно изъ древесныхъ породъ и обнимающее собою 13 родовъ и до 130 видовъ, распространено въ настоящее время вездѣ въ тропическихъ и внѣтропическихъ областяхъ земного шара, гдѣ только экологическія условия благоприятны росту древесной растительности. Но въ западной части Сѣверной Америки семейство *Urticaceae*



Рис. 269 Ильмъ — *Ulmus campestris* L.: 1 — цвѣтушая вѣтвь, 2 — вѣтвь съ листьями, 3 — цвѣтокъ, 4 — цвѣтокъ въ продольномъ разрѣзѣ, 5 — плодъ (по Wossidlo).

представлено весьма слабо, и оно совершенно отсутствуетъ въ преріяхъ Сѣверной Америки, въ пустыняхъ Азіи и Африки, въ южной и западной Австраліи и въ Южной Америкѣ на югъ отъ 36° ю. ш. Въ сѣверномъ полушаріи сѣверная граница распространения *Urticaceae* въ Сѣверной Америкѣ совпадаетъ приблизительно съ 48° с. ш., въ Азіи съ 58° с. ш., а въ Европѣ семейство это въ лицѣ нѣкоторыхъ своихъ представителей идетъ дальше всего на сѣверъ, а именно, *Ulmus campestris* L. (см. рис. 269), по Шюбелеру, доходитъ здѣсь до 63° 26', а *U. montana* With. даже до 66° 26' с. ш. Но въ миоценовую эпоху и это семейство было распространено гораздо дальше на сѣверъ, чѣмъ нынѣ; такъ, *Ulmus* произрасталъ въ то время въ Гренландіи и на

западъ до Калифорніи, гдѣ онъ теперь отсутствуетъ; *Zelkova*, встрѣчающаяся въ настоящее время всего въ четырехъ видахъ на островѣ Критѣ, въ Закавказьѣ и сѣверной Персіи, въ Японіи и въ горахъ близъ Пекина, въ Китаѣ, имѣла въ миоценовую эпоху болѣе широкое географическое распространение; такъ, напримѣръ, *Zelkova Unger* (Ettingsh.), весьма



Рис. 270. 1—*Celtis rugosa* Willd., вѣтвь съ листьями, мужскими (*m*) и обое-полыми (*z*) цвѣтами; 2 — плодъ *Celtis australis* L.; 3—продольный разрѣзъ того же плода; 4 — его косточка (фиг. 1 — по Веттштейну, 2—4 — Schneider'y).

близкая къ растущей нынѣ въ Закавказьѣ и сѣверной Персіи *Z. crenata* Sprach, очень часто встрѣчается въ верхне-третичныхъ отложеніяхъ Европы, Сибири, Шпицбергена, Гренландіи, Аляски и Японіи; въ Сѣверной Америкѣ, гдѣ теперь родъ этотъ окончательно вымеръ, въ третичныхъ отложеніяхъ найдено два ископаемыхъ вида *Zelkova*. Также и родъ *Celtis* (см. рис. 270), самый обширный въ семействѣ *Ulmaceae*, насчитывающій въ себѣ до 60 видовъ и распространенный въ настоящее время подъ тропиками и субтропиками сѣвернаго полушарія, въ Европѣ извѣстный лишь изъ средиземноморской области, а на Кавказѣ изъ Закавказья, въ миоценовую эпоху доходилъ на сѣверъ до средней Германіи.

Весьма любопытно географическое распространение семейства *Urticaceae*. Это б. ч. травянистыя растения, рѣдко древесныя, числомъ до 500 видовъ въ 41 родѣ, распространенныя главнымъ образомъ подъ тропиками, но нѣкоторые виды заходятъ далеко на сѣверъ и на югъ за предѣлы ихъ главнаго тропическаго ареала. Подъ тропиками *Urticaceae* распространены, однако, далеко не равномерно; 33% всѣхъ ихъ видовъ принадлежитъ тропическимъ странамъ Новаго свѣта, такое же ихъ количество падаетъ на Азію вмѣстѣ съ архипелагами острововъ Индійскаго океана. Въ Африкѣ имѣ-

ется 14% всѣхъ видовъ *Urticaceae*, столько же на островахъ Тихаго океана, тогда какъ Европѣ свойственно всего 3—4% всѣхъ видовъ этого семейства. При этомъ надо замѣтить, что какъ въ Америкѣ, такъ и въ Азіи *Urticaceae* преобладаютъ на островахъ, а не на материкахъ. Въ островныхъ флорахъ этихъ странъ *Urticaceae* составляютъ отъ 5—6% всей ихъ высшей растительности, тогда какъ на материкахъ не болѣе 2%. Это объясняется во-первыхъ тѣмъ, что *Urticaceae*, судя по примитивному строенію ихъ цвѣтовъ, принадлежатъ къ одному изъ древнѣйшихъ типовъ двудольныхъ растений, а извѣстно, что островныя флоры отличаются большимъ присутствіемъ въ составѣ ихъ формъ древнихъ, вымирающихъ, чѣмъ материки; во-вторыхъ же, такое приурочиваніе семейства *Urticaceae* къ островамъ объясняется легкимъ заносомъ плодовъ ихъ птицами.



Рис. 271. Клевер — *Urtica urens* L.: 1 — верхушка растения съ цвѣтами, 2 — мужской цвѣтокъ до распусканія, 3 — мужской цвѣтокъ распустившійся, 4 — женскій цвѣтокъ.

Хотя *Urticaceae* — семейство по преимуществу тропическое, но нѣкоторые виды его далеко заходятъ на сѣверъ и на югъ, до странъ полярныхъ, или высоко забираются въ горы. Такъ, наша обыкновенная крапива (*Urtica urens* L.) (см. рис. 271) на сѣверѣ достигаетъ арктической области, а *Urtica dioica* L. поднимается высоко въ горы до альпійской области. Корреспондирующая имъ южная *Urtica australis* Hook. распространяется на югъ до Аукландскихъ острововъ, *U. hyperborea* Jacq. вѣт. въ Гималаѣ и *U. andicola* Wedd. въ Андахъ поднимаются до 4500 метровъ надъ уровнемъ моря. Очень обширный ареалъ географическаго распространения имѣетъ *Parietaria debilis* Forst., встрѣчаясь въ Старомъ свѣтѣ отъ Сибири до Тасмани и Новой Зеландіи, и въ Новомъ свѣтѣ отъ Сѣверной Америки до Арген-

тины. Также весьма вытянутое съ сѣвера на югъ географическое распространение имѣють и нѣкоторые другие предста-



Ри. 2.2. I. Видъ святилища, сѣверо-восточн. — *Boehmeria cylindrica* Willd. Съ тропика въ июль, изъ Индонезіи. Фотографъ П. Бордз.

вители семейства *Urticaceae*: *Boehmeria cylindrica* Willd., принадлежащая къ роду почти исключительно тропическому (нас-

читывающему въ себѣ 45 видовъ), встрѣчается въ Новомъ свѣтѣ, начиная на сѣверѣ отъ Канады и доходя на югъ до тропика Козерога, а *Boehmeria nivea* (L.) Hook. et Arn. (см. рис. 286, 2) въ восточной Азии распространена, начиная съ умѣренной Японіи, на югъ до Индѣйскаго архипелага.



Рис. 273. *Cecropia carbonaria* Mart. et Miquel: A — вѣтвь, съ взрѣзаннымъ вдоль стеблемъ, раздѣленнымъ на камеры, въ которыхъ живутъ муравьи. B — часть мужского соцвѣтія, C — мужской цвѣтокъ не распустившійся, D — мужской цвѣтокъ распустившійся, съ двумя тычинками, E — женскій цвѣтокъ, F — завязь въ продольномъ разрѣзѣ, G — завязь въ поперечномъ разрѣзѣ (по Мартусу).

Семейство *Moraceae*, по преимуществу деревья, рѣже травянистыя растения, имѣетъ географическое распространение, аналогичное *Urticaceae*, но оно особенно характерно для тропической флоры Америки, и отдѣльные представители его не выходятъ изъ предѣловъ тропическихъ флоръ такъ далеко на сѣверъ и на югъ, или такъ высоко въ горы, какъ представители семейства *Urticaceae*. Въ этомъ семействѣ съ его 53 родами и 900 видами особенно характерны для тропическихъ флоръ роды *Ficus* (съ 600 видами) (см. рис. 272), *Artocarpus* (съ 40 видами) и др., а для тропической Америки,

для Мексики и Бразилии мирмекофильныя *Cecropia* (до 30—40 видовъ) (см. рис. 273) и характерныя своими соплодиями травянистыя *Dorstenia* (50 видовъ) (см. рис. 261, 1, 2, 3).

Небольшое семейство *Cannabaceae* представлено на земномъ шарѣ всего двумя родами. *Humulus* — хмѣль, два вида *H. Lupulus* L. (см. рис. 274), съ его характерными лу-



Рис. 274. Хмѣль — *Humulus Lupulus* L., вѣтвь съ женскими соплодиями.

пулиновыми железками на соцвѣтіяхъ, обуславливающими хмѣльные свойства этого растенія, распространеннаго вездѣ въ умѣренномъ климатѣ Старога и Новаго свѣта, по берегамъ рѣкъ, по сырымъ кустарникамъ. Другой видъ — *H. japonicus* Sieb. et Zucc., безъ лупулиновыхъ железокъ, водится въ Китаѣ, Японіи и на сосѣднихъ островахъ. *Cannabis sativa* L. — конопля (см. рис. 275 и 276), двудомное растеніе, культивируется нынѣ вездѣ въ умѣренной зонѣ и подѣ тропиками и родомъ, вѣроятно, изъ Центральной Азш.

Изъ всѣхъ четырехъ семействъ *Urticales* наиболѣе расчлененнымъ и вмѣстѣ съ тѣмъ морфологически центральнымъ семействомъ является семейство *Moraceae*. Оно распадается на 3 естественныхъ группы: *Moroideae*, *Artocarpoidae* и *Conocephaloideae*. Морфологически ближе всего *Moraceae* стоятъ къ *Ulmaceae*, а эти послѣднія къ *Fagales*. Семейство *Urticaceae* стоитъ среди всего порядка нѣсколько изолировано, но все же связывается морфологически съ *Moraceae* черезъ *Conocephaloideae* по положенію сѣмянъ. Наоборотъ, *Moroideae* и *Artocarpoidae* по положенію сѣмянъ сближаются съ *Ulmaceae*.

сеае. По сложенію листьевъ въ почкахъ, *Moroideae* опять таки ближе къ *Ulmaceae* и отличаются отъ *Artocarpoideae*, которыя своими сложными соцвѣтѣми и соплодіями ушли, повидимому, дальше всѣхъ *Urticales* по пути эволюціи.

Вкратцѣ морфологическія отличія семействъ порядка *Urticales* слѣдующія. Семейство *Ulmaceae* представлено деревьями или кустарниками, безъ млечниковъ и млечнаго сока. Цвѣты ихъ раздѣльнополые, какъ и у остальныхъ



Рис. 275. Конопля — *Cannabis sativa* L., женскій экземпляръ.



Рис. 276. Конопля — *Cannabis sativa* L., мужской экземпляръ.

Urticales, но нерѣдко рядомъ съ раздѣльнополыми встрѣчаются и обоеполые цвѣты (см. рис. 269, 3, 4, 277, А, В). Околоцвѣтникъ мужскихъ и женскихъ цвѣтовъ сростнолистный, колокольчатый или воронковидный, б. ч. четырехраздѣльный, бываетъ, однако, и пяти- или шестираздѣльный. Тычинки противостоятъ листикамъ околоцвѣтника,

и въ такомъ же

числѣ или въ большемъ числѣ. Нити тычинокъ прямые. Пестикъ образованъ двумя плодолистиками, съ двумя рыльцами, но изъ этихъ двухъ плодолистиковъ обыкновенно плодущимъ бываетъ лишь одинъ, передній. Завязь одногнѣздная съ одною висячею, обратною или полуобратною сѣмяпочкой; рѣже завязь двугнѣздная съ двумя сѣмяпочками. Плодь — односѣмennyй орѣхъ, часто крылатый (см. рис. 269, 5, 277, C), или костянка (см. рис. 270, 2, 3, 4). Сѣмя безъ бѣлка (см. рис. 270, 3).

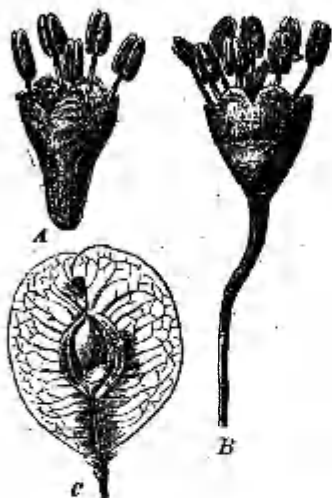


Рис. 277. А — *Ulmus campestris* L.: мужской цвѣтокъ съ 5-ю тычинками и съ зачаточнымъ пестикомъ внутри; В — *Ulmus effusa* Willd.: обоеполюй цвѣтокъ съ 8-ю тычинками; С — *Ulmus campestris* L.: плодь, надрѣзанный спереди, чтобы показать висячее сѣмя; одно гнѣздо завязи не развито (по Nees).

рис. 273, D). Завязь одногнѣздная, рѣже двугнѣздная; столбикъ съ двумя рыльцами (см. рис. 278, 4, 5), рѣдко съ однимъ. Въ гнѣздѣ завязи одна б. и. м. согнутая висячая сѣмяпочка (см. рис. 278, 5, 265, C). Плодь — большею частью костянка (см. рис. 280, C). Зародышъ часто согнутый, окруженъ мясистымъ эндоспермомъ.

Семейство это, какъ я сказалъ раньше, дѣлится на три группы. *Moreae*, съ согнутыми въ почкѣ тычинками (см. рис. 278, 279) и листьями въ почкосложеніи складчатыми. *Artocarpeae*, съ тычинками въ почкѣ прямыми, листьями, скрученными въ почкосложеніи, и прилистниками, срастающимися

Семейство *Moraceae* тоже представлено главнымъ образомъ деревьями, иногда гигантскими (напримѣръ, въ родѣ *Ficus* — священная смоковница индусовъ) (см. рис. 272), или кустарниками, рѣже травами, съ млечниками и млечнымъ сокомъ. Цвѣты обыкновенно раздѣльнополые, собранные въ небольшія сережчатые или головчатые соцвѣтія (см. рис. 261, 265, 268, 273, 278, 279, 280). Растенія однодомныя или двудомныя. Большею частью 4 листка чашечковиднаго околоцвѣтника и столько же противостоящихъ и загнутыхъ внутрь тычинокъ (см. рис. 279, A). Рѣже околоцвѣтникъ 2—6-членный (см.

вмѣстѣ въ раструбѣ (осѣгеа), покрывающей болѣе молодые листья и всю почку и оставляющей на стеблѣ, по отпаденіи, кольцевой слѣдъ (см. рис. 265, 268, 272, 280). *Conocephaloideae*, занимающія промежуточное морфологическое положеніе (см. рис. 273). Тычинки въ почкѣ прямыя и почкосложение листьевъ, какъ у *Artocarpeae*; но сѣмяпочки у основанія или вершины завязи, прямыя (см. рис. 273, F) или линіи слегка согнутыя, чѣмъ группа эта приближается къ *Urticaceae*.

Семейство *Cannabaceae* — травянистыя однолѣтнія или многолѣтнія растения, безъ млечниковъ (см. рис. 274, 275, 276). Цвѣты раздѣльнополые двудомные; мужскіе цвѣты собраны въ метелку (см. рис. 276), составленную изъ дихазіевъ, переходящихъ въ завитки.

Это семейство, подобно *Conocephaloideae*, составляетъ промежуточное звено

между *Moraceae* и *Urticaceae*.

Мужскіе цвѣты съ пятилистнымъ околоцвѣтникомъ и пятью тычинками (см. рис. 281, A, 282, A), въ почкѣ пря-



Рис. 279. Цвѣты и плоды рода *Morus*: A — мужской цвѣтокъ *M. alba* L.; B — женское соцветіе *M. alba* L.; C — соплодіе *M. nigra* L. (по Вармингу и Энглеру).

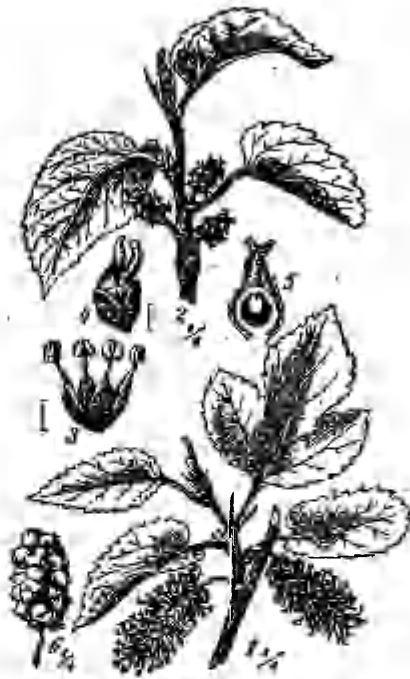


Рис. 278. Шелковица — *Morus alba* L.: 1 — вѣтвь съ мужскими соцветіями, 2 — вѣтвь съ женскими соцветіями, 3 — мужской цвѣтокъ, 4 — женскій цвѣтокъ, 5 — женскій цвѣтокъ въ продольномъ разрѣзѣ, 6 — соплодіе.

мыми. Женскіе

цвѣты съ очень низкимъ цѣльнокрайнимъ чашевиднымъ околоцвѣтникомъ, облекающимъ пестикъ лишь у основанія (см. рис. 281, *B*, 282, *B*, 283, *A*, *B*). Пестикъ съ 2 столбиками (см. рис. 281, *B*, 283) или съ однимъ двураздѣльнымъ



Рис. 280. *Ficus diversifolia* Blume: *A* — продольный разрѣзъ мужского соцвѣтія; внизу галловые орѣшковые цвѣты, вверху мужскіе цвѣты; *B* — женскій цвѣтокъ, развивающійся въ плодъ; *C* — плодъ (по Сольмсъ-Лаубаху).

столбикомъ и двумя длинными рыльцами. Сѣмяпочка одна, висячая, изогнутая (см. рис. 283, *B*). Плодъ — орѣхъ. Бѣлка въ сѣмени нѣтъ; зародышъ согнутый (у конопли) или завитой улиткою (у хмѣля) (см. рис. 284).

Наконецъ, семейство *Urlicaceae* представлено главнымъ образомъ травами, рѣже растениями деревянистыми, безъ млечнаго сока, но часто съ жгучими волосками. Цвѣты

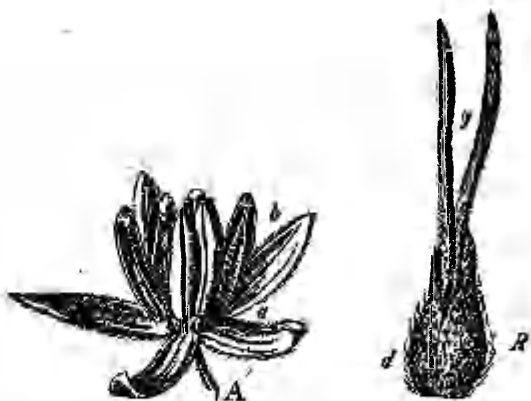


Рис. 281. Цвѣты конопли — *Cannabis sativa* L.: *A* — мужской цвѣтокъ, *a* — листья околоцвѣтника, *b* — тычинки; *B* — женскій цвѣтокъ, *d* — кроющій листъ, *g* — столбики.

раздѣльнополые, собраны клубками, сгруппированными въ сережчатые соцвѣтія (см. рис. 285, 1, 262, 271, 1). Околоцвѣтникъ б. ч. состоитъ изъ 4 (2+2) свободныхъ или (въ женскихъ цвѣтахъ) сросшихся листочковъ (см. рис. 271, 2, 3, 4, 285, 2, 3, 286, 1, 2). Тычинокъ 4 (2+2), супротивныхъ листкамъ

околоцвѣтника (см. рис. 287, *A*), въ почкѣ загнуты внутрь (см. рис. 271, 3, 285, 2, 286, 1). Пестикъ съ однимъ всего стол-



Рис. 283. Хмѣль — *Humulus Lupulus* L.: *A* — женскій цвѣтокъ съ цвѣточными покрывами и кроющимъ листомъ; *B* — женскій цвѣтокъ въ продольномъ разрѣзѣ (по Вармингу).



Рис. 282. *A* — діаграмма мужского цвѣтка *Humulus* — хмѣля; *B* — діаграмма женского цвѣтка *Cannabis* — конопли: *b* — кроющий листъ, *p* — околоцвѣтникъ или перигонъ, *f* — завязь въ поперечномъ разрѣзѣ (по Вармингу).



Рис. 284. Плодъ хмѣля — *Humulus Lupulus* L. въ продольномъ разрѣзѣ (по Вармингу).

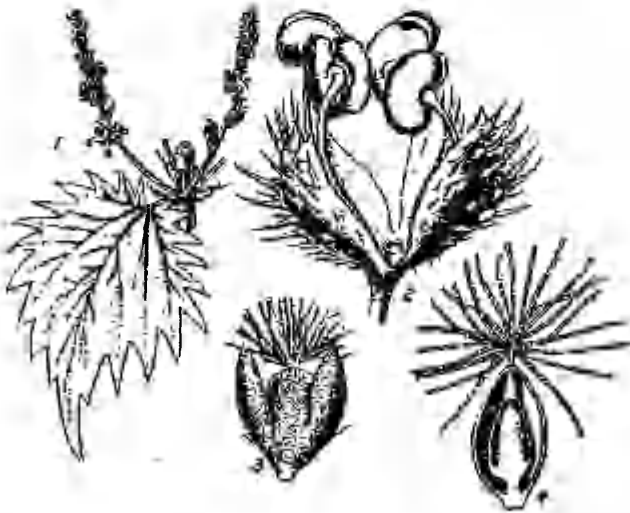


Рис. 285. Соцвѣтіе и цвѣты кропивныхъ — *Urticaceae*: 1 — соцвѣтіе *Urtica atrovirens* Reiche; 2 — мужской цвѣтокъ *Urtica Dodartii* L.; 3 — женскій цвѣтокъ *Urtica atrovirens* Reiche; 4 — продольный разрѣзъ женского цвѣтка *Urtica Dodartii* L. (по Weddell).

бикомъ и съ однимъ кистевиднымъ или головчатымъ рыльцемъ (см. рис. 271. 4, 285, 3, 4, 286, 2). Завязь одногнѣздная съ одной прямою, стоячею сѣмяпочкой (см. рис. 285, 4), чѣмъ



Рис. 286. Цвѣты кропивныхъ — *Urticaceae*: 1 — мужской цвѣтокъ *Boehmeria macrophylla* D. Don; 2 — женский цвѣтокъ *Boehmeria nivea* Gaudich. (по Weddell).

они сближаются съ *Conocosephaloideae* (см. рис. 273, F) изъ семейства *Moraceae*. Плодъ — орѣхъ или костянка. Зародышъ сѣмени прямой, окруженъ маслянистымъ бѣлкомъ. У нѣкоторыхъ родовъ этого семейства замѣчаются дальнѣйшія усложненія въ организаціи, выражающіяся, на примѣръ, въ зигоморфіи цвѣтовъ (см. рис. 288). Такъ, на примѣръ, тропическій родъ *Pilea* (съ 100 видами) имѣетъ трех-

членные зигоморфные женскіе цвѣты, вслѣдствіе большаго развитія задняго листка околоцвѣтника, приобретающаго капюшоновидную форму. У *Forskohlea*, небольшого кустарника, встречающагося въ южной части средиземноморской области, въ Африкѣ и въ западной части Остиндіи (5 видовъ), въ мужскихъ цвѣтахъ



Рис. 287. Диаграммы кропивы — *Urtica dioica* L.: A — диаграмма мужского цвѣтка, B — диаграмма женского цвѣтка (по Вармингу).



Рис. 288. Зигоморфный женский цвѣтокъ *Laportea Gigas* Wedd., сем. *Urticaceae* (по Weddell).

одна лишь тычинка, и мужскіе и женскіе цвѣты съ односторонними язычковыми околоцвѣтниками. Интересно, что въ янтаряхъ Замланда Конвенцомъ были найдены мужскіе цвѣты, очень похожіе на таковыя *Forskohlea*. Эта находка названа была Конвенцомъ *Forskohleanthemum nudum* Scopw. и показываетъ, что этотъ высшій типъ *Urticaceae* существовалъ уже въ третичную эпоху и гораздо сѣвернѣе, чѣмъ нынѣ.

Порядкомъ *Urticales* закончили мы разсмотрѣніе наиболѣе простыхъ двудольныхъ растений, которыя Энглеръ, Вармингъ и Веттштейнъ ставятъ въ началѣ системы двудольныхъ. Мы пропустили или лишь нѣсколькими словами коснулись нѣкоторыхъ изъ низко-организованныхъ порядковъ, вродѣ *Balanopsidales*, *Leitneriales* и др., но эти пропущенные нами порядки, представленные небольшимъ количествомъ б. ч. тропическихъ формъ, еще очень мало изучены и пока не могутъ имѣть вліянія на наши общія разсужденія о происхожденіи цвѣтковыхъ растений. Общій характеръ изученныхъ типовъ — это крайняя простота ихъ строенія, въ особенности простота строенія цвѣтовъ. Б. ч. раздѣльнополые, рѣдко слитнополые, невзрачные цвѣточки, собранные въ болѣе простыя или болѣе сложныя соцвѣтія, съ простымъ чашечковиднымъ или чешуевиднымъ околоцвѣтникомъ или совсѣмъ безъ околоцвѣтника. Въ мужскихъ цвѣткахъ нѣсколько, но обыкновенно неопредѣленное количество тычинокъ; если тычинки въ томъ же количествѣ, сколько листиковъ околоцвѣтника, то онѣ обыкновенно противостоятъ имъ; если ихъ больше или меньше, то онѣ расположены въ мужскихъ цвѣтахъ безъ всякаго опредѣленнаго порядка по отношенію къ листикамъ околоцвѣтника. Женскіе цвѣты нерѣдко построены еще проще, чѣмъ мужскіе, и низведены до 1, 2 или нѣсколькихъ синкарпныхъ плодолистиковъ, или съ небольшимъ количествомъ сѣмяпочекъ, часто съ одной всего, или съ большимъ ихъ количествомъ. Весьма часто, но не всегда, наблюдается эндотропный ростъ пыльцевой трубочки и постепенный переходъ отъ халазогаміи къ порогаміи. Опыленіе б. ч. вѣтровое.

Простота строенія цвѣтовъ изученныхъ порядковъ можетъ быть объяснена двояко: или эта простота строенія первичная, и тогда изученные нами типы простѣйшихъ покрытосѣменныхъ растений являются наиболѣе простыми не только съ морфологической точки зрѣнія, но и съ точки зрѣнія филогенетической, и мы имѣемъ право поставить ихъ въ началѣ естественной системы, будетъ ли это система только морфологическая или и генетическая. Такого воззрѣнія на изученные

порядки придерживаются въ настоящее время наиболѣе выдающіеся авторитеты въ области растительной систематики — Энглеръ, Вармингъ и Веттштейнъ. Но существуетъ въ литературѣ и противоположная точка зрѣнія, какъ мы видѣли въ теченіе этихъ лекцій. Нѣкоторые авторы, съ Hallier во главѣ, полагаютъ, что наблюдаемая нами простота строенія изученныхъ порядковъ цвѣтковыхъ растений не есть явленіе первичное; это есть слѣдствіе вторичнаго приспособленія къ вѣтроопыляемости, и, слѣдовательно, изученныя формы не первично простыя, а формы производныя, упростившіяся, пріобрѣтшія раздѣльнополость свою путемъ атрофіи того или иного полового органа въ цвѣткѣ, а простоту строенія цвѣточного покрова — атрофіей всего или части первоначально бывшаго, болѣе сложнаго и совершеннаго покрова, путемъ вторичнаго приспособленія къ вѣтроопыляемости. Въ такомъ случаѣ, если естественная система растительнаго царства должна, по возможности, быть филогенетической, нѣтъ основанія изученные порядки ставить въ началѣ системы, и тогда начинать естественную систему покрытосѣменныхъ надо съ типовъ м. б. морфологически и болѣе совершенныхъ, чѣмъ изученные порядки, но зато съ такихъ, о которыхъ мы имѣемъ больше данныхъ судить, что они то и были начальными, первобытными типами покрытосѣменныхъ цвѣтковыхъ растений.

Съ чисто морфологической точки зрѣнія оба объясненія простоты строенія цвѣтовъ изученныхъ порядковъ имѣютъ многое и за себя, и противъ. Хотя какъ то удобнѣе съ эволюціонной точки зрѣнія считать, что типы болѣе просто организованные являются вмѣстѣ съ тѣмъ и типами начальными, филогенетически исходными, но не противорѣчитъ логическимъ разсужденіямъ и объясненіе происхожденія простыхъ раздѣльнополыхъ цвѣтовъ изученныхъ порядковъ путемъ атрофіи цѣлаго ряда органовъ. Съ отдѣльными проявленіями атрофіи въ андроцеѣ, покровѣ и даже гинецеѣ мы нерѣдко встрѣчались при изученіи этихъ простѣйшихъ семействъ цвѣтковыхъ растений и, обобщая данные единичные случаи атрофіи въ цвѣтахъ этихъ растений, мы, не противорѣча морфологическимъ особенностямъ ихъ организаціи, можемъ легко объяснить себѣ происхожденіе ихъ цвѣтовъ путемъ упрощенія и вторичнаго приспособленія къ анемофилии.

Но мы уже видѣли, что послѣднее предположеніе, находя себѣ до извѣстной степени довольно вѣскія доказательства въ области сравнительной морфологіи, совершенно не находить себѣ объясненія ни въ современномъ географическомъ распространеніи изученныхъ простѣйшихъ типовъ цвѣтковыхъ, ни, въ особенности, въ данныхъ растительной палеонтологіи. Мы неоднократно указывали на эти палеонтологическія данныя, при разсмотрѣніи отдѣльныхъ семействъ *Monochlamydeae*, убѣдительно доказывающія, что *Monochlamydeae* не могли быть вторичнаго происхожденія изъ болѣе совершенныхъ *Dialypetaleae*, ибо и въ наиболѣе древнихъ отложеніяхъ, мѣловыхъ, въ которыхъ впервые появляются покрытосѣменные растенія, отдѣльные порядки *Monochlamydeae* были уже выражены б. и. м. типами современными, и ихъ двупокровныхъ предковъ намъ абсолютно не извѣстно ни изъ мѣловыхъ отложеній, ни тѣмъ паче изъ третичныхъ, да и трудно ихъ себѣ представить, какими они могли бы быть. Къ этимъ частнымъ палеонтологическимъ доказательствамъ я прибавлю еще одно, болѣе общаго характера. По вычисленію Bessey, въ мѣловой флорѣ среди двудольныхъ *Monochlamydeae* положительно преобладали; количество видовъ ихъ составляло тогда отъ 61—64% всѣхъ двудольныхъ того времени, раздѣльнолепестныхъ же двупокровныхъ въ то время было 32—34%, а спайнолепестныхъ, т. е. самыхъ высоко организованныхъ типовъ двудольныхъ въ мѣловомъ періодѣ насчитывалось всего 4—5%. Въ настоящее время числовыя отношенія этихъ трехъ группъ двудольныхъ растеній измѣнились обратно-пропорціонально. *Monochlamydeae* въ настоящее время, по вычисленію Bessey, составляютъ всего 15% всѣхъ двудольныхъ, раздѣльнолепестныя — 36%, а спайнолепестныя — 48%. Ясно, что *Monochlamydeae*, т. е. простѣйшія двудольныя, были и старѣйшими типами среди этихъ растеній, типами, въ мѣловомъ періодѣ достигшими максимума своего развитія и затѣмъ пошедшими на убыль.

Для меня во всякомъ случаѣ ясно, что изученные нами порядки цвѣтковыхъ растеній не только наиболѣе просто устроенные, но и наиболѣе древніе и исходные типы цвѣтковыхъ растеній. Другой вопросъ, какъ связать ихъ съ низшими типами растительнаго царства, и являются ли они исходными для всѣхъ высшихъ цвѣтковыхъ растеній?

Филогенетическую связь простѣйшихъ цвѣтковыхъ растеній мы должны искать среди архегоніатъ, въ частности, среди голосѣменныхъ. Мы знаемъ, что цвѣтковые растенія не абсолютно новый типъ, явившійся на землѣ, какъ *deus ex machina*. Мы знаемъ, что существуетъ довольно постепенный переходъ отъ архегоніатныхъ растеній къ цвѣтковымъ; значить, изученные простѣйшіе типы цвѣтковыхъ растеній надо попытаться вывести изъ высшихъ архегоніатъ, т. е. изъ голосѣменныхъ. И хотя мы видѣли кое-какіе архегоніатные признаки у этихъ низшихъ покрытосѣменныхъ растеній, и хотя мы познакомились подробнѣе съ высшими голосѣменными, каковы *Gnetales*, проявляющими нѣкоторые признаки покрытосѣменныхъ, тѣмъ не менѣе, мы не имѣемъ никакой возможности существующіе нынѣ типы простѣйшихъ покрытосѣменныхъ филогенетически связать съ высшими архегоніатными, въ частности, съ голосѣменными.

Ни среди нынѣ живущихъ голосѣменныхъ, ни среди ископаемыхъ, вымершихъ ихъ типовъ нѣтъ такихъ формъ, которыя безъ особой натяжки позволили бы намъ вывести самыя низшія покрытосѣменные отъ какихъ-либо голосѣменныхъ, нынѣ живущихъ или вымершихъ. Морфологически никакъ нельзя, напримѣръ, типъ *Casuarinaceae* вывести изъ типа *Ephedra*, несмотря на противоположное увѣреніе Веттштейна. Самъ типъ *Casuarinaceae*, равно какъ типы *Piperalea* или *Salicales*, какъ мы видѣли, стоятъ весьма обособленно въ системѣ и морфологически ни другъ съ другомъ, ни съ болѣе высоко организованными типами связаны быть не могутъ. Начиная, однако, съ порядка *Myricales*, мы имѣемъ довольно тѣсныя морфологическія отношенія, указывающія на постепенно усложняющуюся организацію въ отдѣлѣ *Monochlamydeae*; и если *Verticillatae*, *Piperalea* и *Salicales* мы должны поставить въ филогенетической системѣ совершенно особнякомъ, то за то дальнѣйшіе порядки мы можемъ, съ филогенетической точки зрѣнія, схематично поставить въ слѣдующій постепенно восходящій рядъ:

Myricales ➤ *Juglandales* ➤ *Fagales* ➤ *Urticales*.

Это, конечно, не значитъ, и я это уже нѣсколько разъ подчеркивалъ, что современные *Urticales* произошли отъ современныхъ *Fagales*, или *Fagales* отъ *Juglandales*. Какъ мы видѣли и изъ данныхъ палеонтологіи, всѣ эти порядки поя-

вились уже на зарѣ жизни цвѣтковыхъ растений, въ мѣловомъ періодѣ. Но указанный рядъ филогенетически связанныхъ другъ съ другомъ порядковъ повѣствуетъ намъ о томъ, что, начиная съ *Myricales* и кончая пока *Urticales*, мы имѣемъ одинъ и тотъ же основной морфологическій типъ, но все болѣе и болѣе усложняющійся, все болѣе и болѣе совершенствующійся.

Monochlamydeae, очевидно, были простѣйшими типами цвѣтковыхъ растений, развившихся изъ архегоніатъ. Связующія звенья между простѣйшими *Monochlamydeae* и архегоніатами (гесп. голосѣмными) намъ пока совершенно еще не извѣстны. Но для меня несомнѣнно ясно одно, что *Monochlamydeae* и морфологически, и географически не однажды произонили изъ архегоніатъ. Ихъ происхожденіе полифилетическое, а не монофилетическое.

Изъ архегоніатъ, независимо другъ отъ друга, могли возникнуть и *Casuarinaceae*, и *Piperaceae*, и *Salicaceae*, и, наконецъ, такъ называемыя сережкоцвѣтныя растенія. *Casuarinaceae* и *Salicaceae*, развившись односторонне, не дали начала болѣе высшимъ цвѣтковымъ растеніямъ, а потому они стоятъ обособленно въ системѣ. *Piperales*, м. б. развившись изъ архегоніатъ (изъ какихъ — неизвѣстно), дали затѣмъ начало *Araceae*, а черезъ эти послѣднія и другимъ однодольнымъ растеніямъ изъ группы *Spadiciflorae*.

Myricales, *Juglandales* и т. д., т. е. сережкоцвѣтныя растенія, дали начало цѣлому ряду болѣе развитыхъ двудольныхъ растений, объединяемыхъ нами подъ общимъ именемъ *Monochlamydeae* — однопокровныхъ. Изученный сегодня порядокъ *Urticales* не составляетъ еще конечнаго члена въ этомъ прогрессирующемъ рядѣ развитія. На слѣдующихъ лекціяхъ мы познакомимся съ еще болѣе совершенными типами *Monochlamydeae*, которые мы будемъ въ состояніи филогенетически связать съ сережкоцвѣтными растеніями, и которые постепенно поведутъ насъ отъ однопокровныхъ къ довольно сложно устроеннымъ двупокровнымъ раздѣльнолепестнымъ и даже въ концѣ концовъ къ спайнолепестнымъ растеніямъ.

Съ этими болѣе совершенными типами *Monochlamydeae* мы начнемъ знакомство на будущей лекціи.

Лекція четырнадцатая.

Гречишноцвѣтныя — Polygonales.

До сихъ поръ разсмотрѣнные порядки *Monochlamydeae*, какъ вы отлично помните, представляютъ наиболѣе просто организованныя покрытосѣменные двудольныя растенія, съ цвѣтами, въ огромномъ большинствѣ случаевъ приспособленными къ вѣтровому опыленію (за исключеніемъ рода *Salix*), вслѣдствіе чего цвѣты ихъ б. ч. раздѣльнополые и беспокровные или однопокровные, съ покрывами ченуевидными или чашечковидными. Строеніе цвѣтовъ ихъ довольно неопредѣленное, какъ по количеству отдѣльныхъ органовъ, входящихъ въ составъ той или иной части цвѣтка (періанта, андроея или гинецея), такъ и по взаимному ихъ расположенію; въ нѣкоторыхъ семействахъ этихъ низшихъ порядковъ двудольныхъ мы видѣли, однако, типъ цвѣтка, приближающійся къ типу однодольныхъ, т. е. трехчленный, напримѣръ, у *Piperaceae*, *Fagaceae*; иногда типъ строенія однодольныхъ проявляется и въ анатомическомъ строеніи стеблей или въ нерватурѣ листьевъ, какъ у *Piperaceae*. За этими наиболѣе просто организованными порядками двудольныхъ, въ системѣ Энглера слѣдуютъ порядки съ цвѣтами уже болѣе высокой организаци, а именно, съ цвѣтами б. ч. двуполыми, рѣже еще сохранившими въ себѣ свою первичную раздѣльнополость, съ околоцвѣтникомъ, правда, все же еще однопокровнымъ, но уже болѣе постояннымъ и болѣе опредѣленно выраженнымъ, чѣмъ у разсмотрѣнныхъ до сихъ поръ типовъ двудольныхъ; этотъ однопокровный околоцвѣтникъ можетъ быть чашечковиднымъ или вѣнчиковиднымъ въ одномъ и томъ же

семействѣ, и, сообразно съ этимъ, цвѣты ихъ могутъ быть приспособлены либо къ вѣтровому опыленію (типъ болѣе древни), либо къ опыленію при помощи насѣкомыхъ; мы можемъ такимъ образомъ въ одномъ и томъ же семействѣ этого болѣе высшаго типа однопокровныхъ двудольныхъ растений прослѣдить переходъ отъ анемофилии къ энтомофилии и связанное съ нимъ постепенное усовершенствованіе цвѣтка, выражающееся въ развитіи окрашеннаго вѣнчиковиднаго покрывала, въ измѣненіи строенія рыльца, тычинокъ и другихъ существенныхъ органовъ цвѣтка. У высшихъ типовъ этихъ по-



Рис. 289. Группа протейныхъ (*Proteaceae*) въ южной Африкѣ.

рядковъ проявляется даже переходъ отъ гаплохламиды къ гетерохламиде, но гетерохламиды выражена здѣсь еще весьма слабо и проявляется весьма рѣдко, у самыхъ высшихъ типовъ даннаго порядка или семейства.

Къ этой второй ступени низшихъ двудольныхъ растений относитъ Энглеръ порядки: *Proteales* (см. рис. 289), *Santalales*, *Aristolochiales* и *Polygonales*. Мы рассмотримъ съ вами лишь одинъ рядокъ *Polygonales*, такъ какъ первые три порядка занимаютъ въ системѣ довольно неопредѣленное и б. ч. обособленное мѣсто, и, м. б., какъ думаетъ Веттштейнъ, порядки *Proteales* и *Santalales* настолько обособлены филогенетически, что происхожденіе ихъ и объясненіе строенія ихъ цвѣтовъ надо искать совершенно въ иныхъ начальныхъ, намъ

до сихъ поръ еще неизвѣстныхъ прототипахъ, чѣмъ среди тѣхъ прототиповъ, которые дали начало порядкамъ *Myricales*, *Juglandales*, *Fagales* и *Urticales*. Поэтому въ своей филогенетической схемѣ Веттштейнъ ставитъ порядки *Proteales* и *Santalales* такъ же особленно въ концѣ *Monochlamydeae*, какъ и порядки *Salicales* и *Piperales*. Что же касается порядка *Aristolochiales*, то его положеніе въ системѣ еще болѣе шаткое. Энглеръ ставитъ порядокъ *Aristolochiales* между *Santalales* и *Polygonales*. Вармингъ объединяетъ порядки *Aristolochiales* и *Santalales* въ одинъ порядокъ *Hysterophyta*, ставитъ его въ концѣ раздѣльнолепестныхъ двудольныхъ, послѣ порядка *Umbelliflorae*, и признаетъ, что порядокъ этотъ наиболѣе поздняго происхожденія среди раздѣльнолепестныхъ двудольныхъ, отчасти потому, что представители его паразиты, отчасти потому, что почти у всѣхъ у нихъ завязь нижняя и околоцвѣтникъ надпестичный. Веттштейнъ же, ставя такъ же, какъ и Энглеръ, порядки *Proteales* и *Santalales* непосредственно за порядкомъ *Urticales*, семейства *Aristolochiaceae*, *Rafflesiaceae* и *Hydnoraceae*, составляющія энглеровскій порядокъ *Aristolochiales*, причисляетъ къ порядку *Polycarpicae*.

Въ виду такого неопредѣленнаго положенія въ системѣ этихъ трехъ порядковъ, не имѣющихъ при томъ же никакихъ прямыхъ отношеній ни къ ранѣе рассмотрѣннымъ порядкамъ, ни къ послѣдующимъ болѣе высокоорганизованнымъ типамъ двудольныхъ, да при томъ же и географически б. ч. обособленныхъ, принадлежащихъ либо флорамъ южнаго полушарія, либо тропикамъ и лишь единичными представителями заходящихъ во флоры умѣреннаго климата сѣвернаго полушарія, мы можемъ пока смѣло пропустить эти три порядка и перейти къ рассмотрѣнію порядка *Polygonales*, обнимающаго собою лишь одно семейство *Polygonaceae*, хотя, повидимому, и не имѣющаго особенно близкаго морфологическаго отношенія къ ранѣе рассмотрѣннымъ типамъ простѣйшихъ двудольныхъ, но все же съ одной стороны отчасти примыкающаго къ порядку *Urticales* (къ семейству *Urticaceae*), съ другой же стороны несомнѣнно близко родственнаго къ весьма замѣчательному порядку — *Centrospermae*, связывающему однопокровныя двудольныя растенія съ двупокровными раздѣльнолепестными, къ рассмотрѣнію котораго мы перейдемъ на слѣдующей лекціи.

Порядокъ *Polygonales*, какъ уже сказано, состоитъ изъ одного всего семейства — *Polygonaceae*, въ составъ котораго входятъ тѣе общераспространенные роды, какъ *Rumex* — щавель (см. рис. 290), *Polygonum* — гречишникъ, или столь извѣстные, какъ *Rheum* — ревень (см. рис. 295), *Fagopyrum* — гречиха (см. рис. 297), и др. б. ч. многолѣтнія, рѣже однолѣтнія травянистыя растенія, распространенныя главнымъ образомъ въ умѣренномъ поясѣ всего земного шара. Впрочемъ, какъ составъ, такъ и географическое распространение семейства *Polygonaceae* весьма оригинальны и, за неимѣніемъ палеонтологическихъ данныхъ, даютъ намъ, однако, нѣкоторое представление о сложной исторіи развитія этого семейства. По мнѣнію У до Даммера, семейство *Polygonaceae* подраздѣляется на три самостоятельныя группы, которыя м. б. лучше даже, какъ онъ думаетъ, разсматривать, какъ самостоятельныя семейства. Группы эти слѣдующія: 1-я группа — *Rumicoideae* — съ центральнымъ общераспространеннымъ родомъ *Rumex* — щавель (см. рис. 290), насчитывающимъ до 100 видовъ, и крупнымъ родомъ *Eriogonum* (см. рис. 291), состоящимъ изъ 120 видовъ, распространенныхъ лишь

въ западной части Сѣверной Америки и въ Мексикѣ. Это частью анемофильныя, частью энтомофильныя травы и многолѣтнія травянистыя растенія, свойственныя главнымъ образомъ западной Америкѣ, отчасти (родъ *Rheum* — ревень, см. рис. 295) средней и восточной Ази, съ циклическими трехчленными цвѣтами. 2-я группа — *Polygonoideae*, съ цент-



Рис. 290. Щавель — *Rumex acetosa* L.: 1 — цѣлое растеніе женское, 2 — мужское соцвѣтіе, 3 — мужской цвѣтокъ, 4 — женскій цвѣтокъ, 5 — женскій цвѣтокъ въ разрѣзѣ, 6 — плодъ, прикрытый тремя внутренними листками околоцвѣтника, 7 — діаграмма обоеполаго цвѣтка.

ральнымъ общераспространеннымъ родомъ *Polygonum* — гречишникъ, насчитывающимъ до 150 видовъ. Это б. ч. энтомофильныя, рѣже анемофильныя травы или ксерофитные ку-



Рис. 291. *Eriogonum compositum* Dougl., уменьшенный въ 3 раза (по Удо Даммеру).

старники среднеазиатскихъ пустынь, съ ациклическими, б. ч. пятичленными цвѣтами, имѣющие родственныя отношенія къ семейству *Amarantaceae* изъ порядка *Centrospermae*. Наконецъ, 3-я группа — *Coccoloboideae* съ центральнымъ тропическимъ американскимъ родомъ *Coccoloba* (см. рис. 296, D), насчитывающимъ до 125 видовъ. Это тропическія или субтропическія деревянистыя или кустарныя растенія, свойственныя главнымъ образомъ Америкѣ, въ особенности Южной, съ трехчленными ациклическими цвѣтами, съ раздробленнымъ эндоспермомъ. Для большинства *Polygonaceae* весьма характерно присутствіе прилистниковъ, образующихъ раструбъ (*ochrea*), охватывающій болѣе молодые листья почки (см. рис. 292), чѣмъ семейство это сближается отчасти съ порядкомъ *Urticales*, въ семействѣ *Moraceae* котораго также весьма типично развитъ подобный раструбъ (напримѣръ, въ родѣ *Ficus*). Основной планъ строенія цвѣтовъ *Polygonaceae* сходенъ съ одной стороны съ планомъ строенія цвѣтка *Urticales*, съ другой же стороны съ таковымъ же низшихъ семействъ порядка *Centrospermae*, вмѣстѣ съ тѣмъ цвѣтокъ *Polygonaceae*, будетъ ли онъ трехчленный или пятичленный (иногда даже двучленный),

можетъ быть выведенъ изъ основной диаграммы однодольныхъ — трехчленного пятициклическаго типа, и въ этомъ отношеніи мы имѣемъ въ лицѣ *Polygonaceae* такія двудольныя,

которые составляютъ переходъ къ однодольнымъ, если принимать подраздѣленіе покрытосѣменныхъ растений на эти два основныхъ класса. Этой же особенностью діаграммы цвѣтка *Polygonaceae* послѣднія сближаются съ нѣкоторыми *Fagales* (съ семействомъ *Fagaceae*) и съ *Piperales*, которые, по мнѣнію нѣкоторыхъ ботаниковъ, являются переходными формами къ опредѣленной группѣ однодольныхъ, а именно, черезъ *Araceae* къ *Spadiciflorae* (*Araceae*, *Lemnaceae*, *Cyclanthaceae*, *Palmaceae*, *Pandanaceae*, *Sparganiaceae*, *Typhaceae* — по Лотси). Однако, самъ Лотси, выводя перечисленные 7 семействъ однодольныхъ черезъ *Araceae* изъ *Piperales*, эти послѣднія отнюдь не сближаетъ ни филогенетически, ни морфологически съ *Polygonales*, отводя послѣднимъ совершенно особое мѣсто въ системѣ. Веттштейнъ, какъ мы уже знаемъ изъ предыдущихъ лекцій, въ своей филогенетической схемѣ ставитъ порядокъ *Piperales* особнякомъ, въ самомъ концѣ *Monochlamydeae*, а порядокъ *Polygonales* непосредственно выводитъ изъ *Urticales*, но, при описаніи отдѣльныхъ порядковъ, порядокъ *Piperales* идетъ у него непосредственно за порядкомъ *Polygonales*; Вармингъ же придерживается взгляда, что семейства *Polygonaceae* и *Piperaceae* настолько морфологически близки между собою, что ихъ можно соединить даже въ одинъ порядокъ — *Polygoniflorae*. Взглядъ Варминга мнѣ лично кажется мало убѣдительнымъ, и хотя есть несомнѣнно не мало общаго у *Piperales* и *Polygonales*, но ни объединять ихъ въ одинъ порядокъ, ни заключать о ихъ близкой филогенетической связи на основаніи этихъ общихъ морфологическихъ признаковъ никакъ нельзя, и я предпочитаю, вмѣстѣ съ Энглеромъ, Веттштейномъ, Лотси и другими систематиками, разсматривать эти два порядка, какъ филогенетически далекіе другъ отъ друга.

Кромѣ *ochrea* и трехчленного цвѣтка для порядка *Poly-*



Рис. 292. Стебель и листъ *Polygonum confusum* Meissn., съ раструбомъ (*ochrea*) — о (по Веттштейну).

gonales весьма характерно присутствіе въ завязи всего одной основной, стоячей, б. ч. прямой сѣмяпочки (см. рис. 293) и сѣмени съ мучнистымъ бѣлкомъ. Этимъ признакомъ *Polygonales* сближаются также съ *Piperales*, гдѣ сѣмя бѣлковое, а сѣмяпочка также основная, стоячая, прямая; но у *Piperales* бѣлокъ образуется эндоспермомъ и периспермомъ, а у *Polygonales* только эндоспермомъ. Основные же, прямая, стоячая сѣмяпочки мы видѣли, кромѣ порядка *Piperales*, и у нѣкоторыхъ другихъ низшихъ порядковъ или семействъ, напримѣръ, у *Urticaceae*, у *Myricales* и *Juglandales*. Такимъ образомъ и этимъ существеннымъ признакомъ порядокъ *Polygonales* болѣе



Рис. 293. Вдоль разрѣзанный цвѣтокъ шавеля — *Rumex acetosa* L. (по Baillon).

всего сближается съ семействомъ *Urticaceae* порядка *Urticales*, и мнѣ кажется, что филогенетически *Polygonales* можно скорѣе всего сблизить съ *Urticales*, а отнюдь не съ *Piperales*. Очевидно, какіе то нынѣ угасшіе очень древніе общіе предки дали начало съ одной стороны типу *Urticales*, съ другой же стороны *Polygonales*, при чемъ послѣднія, приспособляясь къ насѣкомоопыляемости и въ лицѣ нѣкоторыхъ своихъ представителей къ современному своеобразному образу жизни при специфическихъ климатическихъ и эдафическихъ условіяхъ существованія, напримѣръ, къ существованію въ сухихъ континентальныхъ пустыняхъ или въ арктической области, ушли гораздо дальше по пути эволюціи, чѣмъ *Urticales*.

Порядокъ *Urticales*, какъ мы видѣли, представленъ главнымъ образомъ типами тропическими. Впрочемъ, въ началѣ третичнаго періода и въ мѣловомъ періодѣ *Urticales* были распространены далеко на сѣверъ, подобно многимъ другимъ современнымъ типамъ, встрѣчаясь въ то время въ странахъ арктическихъ, гдѣ нынѣ они отсутствуютъ. Но, несомнѣнно, максимума своего развитія *Urticales*, подобно *Piperales*, достигли въ странахъ тропическихъ, въ противоположность такимъ бореальнымъ типамъ, какъ *Salicales*, *Myricales*, *Juglandales*, *Fagales*, происхожденіе которыхъ надо искать въ сѣверномъ полушаріи, а не подъ тропиками, и, именно, въ странахъ приполярныхъ, какъ то доказываютъ данныя палеонтологіи. Каково географическое происхожденіе порядка *Po-*

lygonales? Палеонтологія, къ сожалѣнію, на этотъ вопросъ отвѣта не даетъ, и мы по отношенію къ семейству *Polygonaceae* не имѣемъ такихъ очевидныхъ и краснорѣчивыхъ доказательствъ, какъ по отношенію, напримѣръ, хотя бы къ порядкамъ *Fagales* или *Juglandales*, въ особенности къ первому.

Но, не находя на это отвѣта въ данныхъ палеонтологіи, мы можемъ съ нѣкоторымъ приближеніемъ рѣшить этотъ вопросъ на основаніи современнаго географическаго распространенія *Polygonaceae* по земному шару, въ связи съ сравнительно-морфологическими изслѣдованіями родовъ, его составляющихъ. А факты ботанико-географическаго распространенія *Polygonaceae*, дѣйствительно, весьма любопытны и разсмотрѣнные съ филогенетической точки зрѣнія даютъ намъ, хотя и не съ той же убѣдительностью, какъ данныя палеонтологіи, достаточно правдоподобную картину исторіи происхожденія этого семейства на земномъ шарѣ.

Семейство *Polygonaceae* насчитываетъ нынѣ въ составѣ своемъ 30 родовъ въ 750 видахъ. Вымершихъ ископаемыхъ родовъ этого семейства намъ неизвѣстно, равно и вообще, какъ уже сказано, палеонтологія молчитъ о прежнемъ распространеніи и морфологическомъ строеніи этого типа на земномъ шарѣ; въ настоящее же время это семейство широко распространено по всему земному шару, встрѣчаясь и въ странахъ умѣреннаго климата, и подъ тропиками, и даже въ полярныхъ арктическихъ областяхъ земного шара. Если мы *Piperales* или *Urticales* можемъ считать типами по преимуществу тропическими, а *Salicales*, *Juglandales*, *Fagales* — бореальными, то ни того, ни другого нельзя сказать про *Polygonaceae*; это скорѣе типъ космополитный. Морфологически *Polygonaceae* разбиваются на 3 самостоятельныя группы, которыя, какъ мы видѣли, по мнѣнію Даммера, могли бы быть даже выдѣлены въ самостоятельныя семейства. Будемъ считать ихъ, однако же, вмѣстѣ съ Энглеромъ, за подсемейства. Тогда подсемейство *Rumicoideae* — щавелевыхъ — будетъ представлено 14 родами и болѣе, чѣмъ 300 видами, подсемейство *Polygonoideae* — гречишниковыхъ — 7 родами и 250 видами, а подсемейство *Coccoloboideae* — кокколобовыхъ — 9 родами и 200 видами. Изъ этихъ трехъ подсемействъ — *Coccoloboideae* (см. рис. 296) по преимуществу

распространены подъ тропиками Америки, главнымъ образомъ Южной. *Polygonoideae*, будучи въ лицѣ обширнаго рода *Polygonum* (150 видовъ) космополитами, однако же, имѣютъ главный центръ своего развитія въ центральной Азии; здѣсь

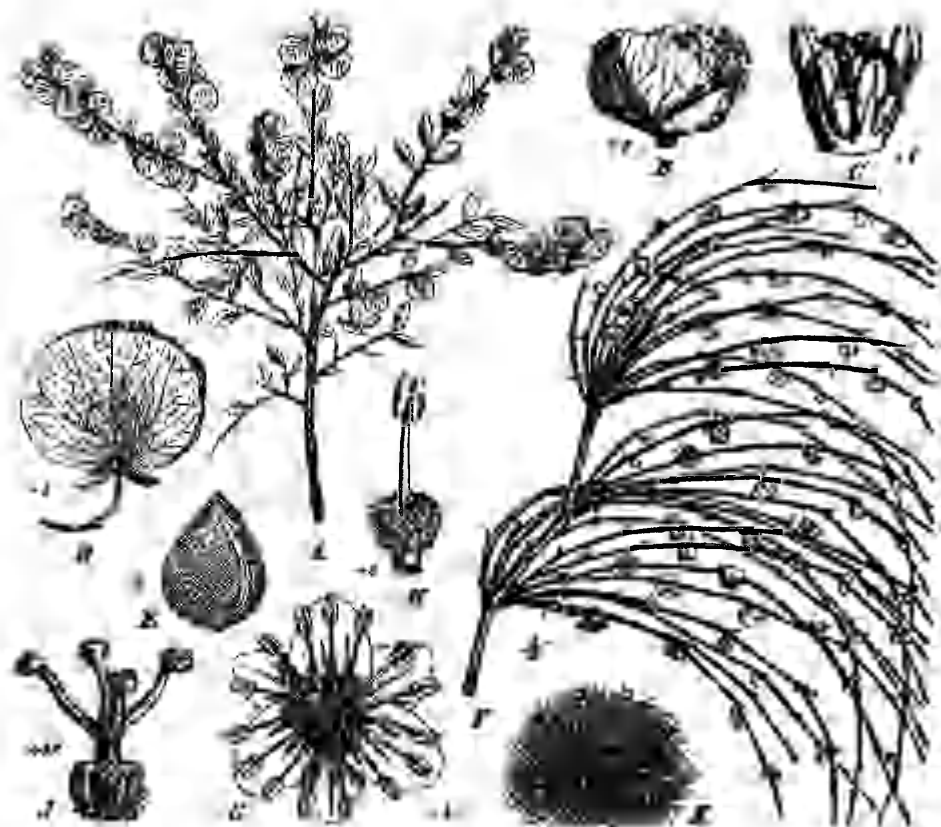


Рис. 294. *A—E. Atraphaxis spinosa* L.: *A* — вѣтвь съ плодами, *B* — цвѣтокъ, *C* — тычинки и пестикъ, *D* — плодъ, скрытый среди разросшейся листовой обертки, *E* — плодъ въ продольномъ разрѣзѣ. — *F—K. Calligonum Caput Medusae* Schrenk: *F* — вѣтвь съ цвѣтами, *G* — трехчленный цвѣтокъ сверху, съ отрѣзанной завязью, *H* — тычинка съ густымъ пучкомъ волосковъ у основанія, *I* — четырехчленный пестикъ, *K* — плодъ (по Удо Даммеру).

развились такія ксерофитныя кустарныя формы, отлично приспособленныя къ крайностямъ континентальнаго климата и къ распространенію сѣмянъ и плодовъ по пустынямъ, какъ роды *Atraphaxis* (см. рис. 294, *A—E*), *Calligonum* (см. рис. 294, *F—K*) и др. Изъ этого подсемейства только родъ *Poly-*

gonella (5—8 видовъ) исключительно свойственъ Сѣверной Америкѣ, а родъ *Oxygonum* — Африкѣ. Наиболѣе многочисленное и въ родовомъ, и въ видовомъ отношеніи подсемейство *Rumicoideae*, имѣетъ, подобно *Polygonoideae*, одинъ родъ космополитный; это обширный родъ *Rumex* — щавель (см. рис. 290), насчитывающій до 100 видовъ. Но остальные роды и виды главнымъ образомъ встрѣчаются въ западной Америкѣ. Многіе роды исключительно свойственны Калифорніи, нѣкоторые Калифорніи и Чили одновременно, съ перерывомъ въ промежуткѣ (напримѣръ, *Chorizanthe* — 34 вида, *Oxytheca* — 56 видовъ, *Lastarriaea* — 1 видъ). Обширный родъ *Eriogonum* (см. рис. 291), насчитывающій до 120 видовъ, сосредоточенъ, однако, лишь въ западной части Сѣверной Америки и въ Мексикѣ. Близкій къ роду *Rumex* — щавелю, родъ *Rheum* — ревень (см. рис. 295), съ его 20-ю видами, имѣетъ центромъ своего развитія центральную Азію, а 2 монотипныхъ рода подсемейства *Rumicoideae* — *Koenigia* (см. рис. 299) и *Oxyria* — растенія чисто арктическія, имѣющія циркумполярное географическое распространеніе въ тундрахъ сѣвернаго полушарія и распространившіяся оттуда въ Альпы горныхъ хребтовъ Азіи и Европы: *Oxyria* встрѣчается вездѣ высоко въ горахъ Европы и Азіи, *Koenigia* извѣстна лишь изъ альпійской области Гималая. Оба растенія отлично приспособлены къ жизни на дальнемъ сѣверѣ и высоко въ горахъ, подобно другимъ арктическо-альпійскимъ растеніямъ (изъ изученныхъ до сихъ поръ порядковъ мы арктическо-альпійскіе типы встрѣчали лишь среди рода *Salix* — полярныя ивы). Эти два рода, очевидно, болѣе новаго происхожденія (несмотря на ихъ монотипность), при чемъ родъ *Koenigia* морфологически близокъ къ группѣ *Eriogoneae*, имѣющей центръ своего развитія въ западной Америкѣ (главнымъ образомъ, въ Калифорніи), а родъ *Oxyria* весьма близокъ къ космополитному роду *Rumex* — щавелю.

Итакъ, хотя семейство *Polygonaceae* въ общемъ космополитно, хотя 2 крупныхъ его рода *Rumex* и *Polygonum* также космополитны, преобладая, однако, въ умѣренныхъ поясахъ земного шара, встрѣчаясь подъ тропиками лишь высоко въ горахъ и заходя въ страны полярныя сѣвернаго и южнаго полушарія лишь въ видѣ единичныхъ представителей (ти-

пичные палеарктические роды), однако, главнѣйшимъ наиболѣе древнимъ мѣстомъ развитія этого семейства надо, пови-



Рис. 295. Ревень—*Rheum officinale* Baill. Растение, сильно уменьшенное: *A* — цвѣтокъ, увеличенный; *B* — продольный разрѣзъ цвѣтка, *d* — дискъ; *C* — пестикъ, *d* — дискъ; *D* — полужрѣлый плодъ *Rheum compactum* L., увеличенный въ два раза (по Люрсену).

димому, принять Америку. Здѣсь, въ тропической и субтропической Америкѣ до сихъ поръ роскошно развивается типъ *Coccoboloideae*, въ лицѣ рода *Coccobola* (см. рис. 296, *D*) съ его 125 видами наилучше приспособившійся къ тропическимъ

условіямъ существованія на этомъ континентѣ, и въ лицѣ *Triplarideae* (*Triplaris*, *Ruprechtia*, *Symmeria*, *Leptogonum*) приспособившійся къ жизни въ Южной Америкѣ. Очевидно, это довольно древній типъ *Polygonaceae*, издавна приуроченный къ континенту Америки и продолжающій развиваться тамъ и понынѣ, въ видѣ тропическихъ деревьевъ и кустарниковъ. Не менѣе древенъ и типъ *Rumicoideae*. Хотя это уже не деревья и кустарники, а главнымъ образомъ травы, но большое количество олиготипныхъ или монотипныхъ родовъ среди *Rumicoideae*, прерывчатое географическое распространеніе нѣкоторыхъ изъ этихъ родовъ и первобытное строеніе цвѣтовъ (см., напримѣръ, діаграмму цвѣтка *Pterostegia*, представляющаго прототипъ всѣхъ *Polygonaceae*, на рис. 298, B), какъ увидимъ далыше, все это говоритъ, что большинство родовъ *Rumicoideae*, въ особенности изъ группы *Eriogoneae* — типъ весьма древній, и этотъ древній типъ, главнымъ образомъ, сосредоточенъ въ западной Америкѣ, по преимуществу въ Калифорніи и Чили; здѣсь же въ Америкѣ, въ западной части Сѣверной Америки и въ Мексикѣ, изъ первобытныхъ *Rumicoideae* развился весьма сложный и сильно расчлененный типъ *Eriogoneae* — родъ *Eriogonum* (см. рис. 291), насчитывающій до 120 видовъ, но не выходящій за предѣлы западной части Сѣверной Америки и Мексики. Родъ *Eriogonum* отличается своей производной отъ трехчленнаго пятициклическаго типа діаграммой цвѣтка и въ особенности весьма сложными соцвѣтіями, отдаленно напоминающими намъ соцвѣтія столь высоко-организованныхъ двудольныхъ, какъ *Valerianaceae* или *Compositae*. Очевидно, *Eriogonum* есть произведеніе болѣе новое, но и географически, и морфологически корни его находятся все въ той же Америкѣ. Итакъ, и тропическая Америка, и Южная Америка, и западная Америка явились издавна центрами развитія по крайней мѣрѣ нѣкоторыхъ типовъ *Polygonaceae*. Изъ того же болѣе древняго типа *Rumicoideae*, имѣющаго свои корни въ Америкѣ, развился въ болѣе позднее геологическое время полиморфный типъ *Rumex* — щавель (см. рис. 290) съ 100 видами, распространенными главнымъ образомъ въ умѣренной зонѣ всего сѣвернаго полушарія, не только въ Америкѣ, но и въ Азій, и въ Европѣ; нѣкоторые виды этого рода встрѣчаются, однако, до сихъ поръ подъ тропиками и заходятъ и въ южное полушаріе, а вообще

родъ этотъ космополитный. Въ болѣе новѣйшія времена, когда, вѣроятно, къ концу третичной эпохи, стали развиваться степи и пустыни средней и передней Азіи, изъ основного болѣе древняго типа *Rumicoideae* развился приспособленный къ жизни въ континентальныхъ климатическихъ условіяхъ средней и центральной Азіи, до Гималая и Палестины, родъ *Rheum* (см. рис. 295), съ его 20-ю видами, морфологически близкій къ *Rumex*'у, діаграмма цвѣтка котораго еще сравнительно довольно проста (см. рис. 300, А). Съ другой стороны къ *Rumex*'у же весьма близокъ монотипный родъ *Oxyria*, происхожденіе котораго, такъ же какъ и монотипнаго рода *Koenigia* (см. рис. 299), близкаго къ *Pterostegia* (см. рис. 298), изъ типа *Eriogoneae*, надо отнести къ самой послѣдней геологической эпохѣ — ледниковой. Очень возможно, что эти два арктическихъ рода также американскаго происхожденія, и изъ арктическихъ странъ Сѣверной Америки распространились они циркумполярно по всей арктической области, а отсюда проникли и въ альпы Европы и Азіи.

Изъ предыдущаго мы видимъ, что двѣ наиболѣе древнія группы *Polygonaceae* — *Coccoloboideae* и *Rumicoideae* имѣютъ первоначальный центръ своего развитія въ Америкѣ, и лишь въ болѣе новѣйшее время распространились онѣ изъ Америки въ Азію и затѣмъ по другимъ странамъ земного шара, причемъ образовали вторичные центры развитія и распространенія, какъ, напримѣръ, родъ *Rheum* (см. рис. 295) въ центральной Азіи. Однако, изученіе современнаго географическаго распространенія представителей семейства *Polygonaceae* показываетъ намъ, что въ еще болѣе отдаленное время типъ *Polygonaceae* не былъ первоначально ограниченъ одной Америкой, а имѣлъ болѣе широкое географическое распространеніе на землѣ. Только допуская такое предположеніе, мы можемъ объяснить себѣ весьма на первый взглядъ странное географическое распространеніе нѣкоторыхъ олиготипныхъ родовъ подсемейства *Coccoloboideae* и *Rumicoideae*. Мы видѣли выше, что *Coccoloboideae* — подсемейство главнымъ образомъ тропическое, имѣющее наиболѣе обширное развитіе въ тропической Америкѣ, съ преобладаніемъ для нѣкоторыхъ родовъ, именно, въ Южной Америкѣ. Къ этому подсемейству относится, однако, весьма замѣчательный родъ *Muehlenbeckia* (см. рис. 296, А—С), насчитывающій въ себѣ до 15 видовъ.

Это кустарники или полукустарники, часто вьющиеся, съ различно устроенными листьями; иногда они хорошо развиты, крупные, иногда мелкие, редуцированные, а у *M. platyclada* Meissn. (см. рис. 296, А), часто разводимой въ оранжереяхъ и растущей на Саломоновыхъ остр., листья небольшіе, ромбиче-

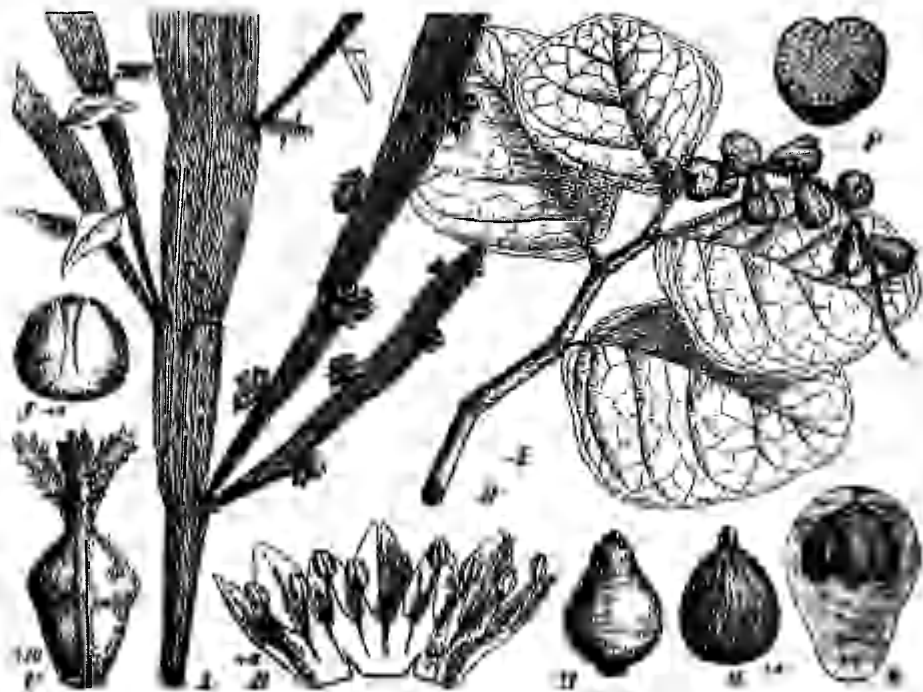


Рис. 296. А—С. *Muehlenbeckia platyclada* Meissn.: А — общій видъ растенія, направо съ цвѣтами, налѣво съ молодыми облиственными побѣгами, В — цвѣточный покровъ съ тычинками, въ развернутомъ видѣ, С — пестикъ съ тремя крупными рыльцами. D—F. *Coccoloba uvifera* Jacq.: D — вѣтвь съ плодами, Е — продольный разрѣзъ черезъ мясистый покровъ плода, съ плодомъ внутри, F — поперечный разрѣзъ черезъ плодь. G — плодь *Coccoloba barbadensis* Jacq. H — плодь *C. nitida* Н. В. К. J — плодь *C. caracasana* Meissn. (по Удо Даммеру).

скіе, мясистые и очень скоро опадающіе, а стебли приняли на себя функцію листьевъ, плоскіе, зеленые и обращены въ филлодии. Цвѣты видовъ рода *Muehlenbeckia* полигамные или раздѣльнополые, двудомные. Тычинокъ отъ 8—9 (см. рис. 296, В), и въ женскихъ цвѣтахъ или совершенно отсутствуютъ, или обращены въ стаминодш. Въ мужскихъ цвѣтахъ или имѣется зачаточная завязь, или она совершенно

отсутствуетъ. 15 видовъ этого рода имѣютъ весьма любопытное географическое распространеніе, а именно, они встрѣчаются въ Австраліи, Новой Зеландіи, на островахъ Тихаго Океана и въ внѣтропической части Южной Америки, въ ея Андахъ. Такое оригинальное географическое распространеніе этого рода въ связи съ его морфологическимъ строеніемъ можно объяснить себѣ не иначе, какъ только тѣмъ, что родъ *Muehlenbeckia* весьма древній, что современные его виды и ихъ географическое распространеніе представляютъ лишь осколки нѣкогда бывшаго крупнаго рода съ очень широкимъ географическимъ распространеніемъ по земному шару. Весьма оригинально географическое распространеніе еще двухъ родовъ подсемейства *Coccoloboideae* — *Brunnichia* и *Symmeria*. *Brunnichia* — вьющійся кустарникъ съ очень маленькой осега и съ вѣтвями и осями соцвѣтій частью метаморфозированными въ усики и съ довольно оригинальнымъ устройствомъ цвѣтовъ и плодовъ, представленъ на земномъ шарѣ всего двумя видами, изъ которыхъ одинъ встрѣчается въ южныхъ штатахъ Сѣверной Америки, а другой въ западной части тропической Африки. *Symmeria* — деревья или кустарники, съ крупными очередными удлинненными листьями и двудомными цвѣтами, съ 20—50 тычинками въ мужскихъ цвѣтахъ, представлены тоже на земномъ шарѣ лишь двумя видами, изъ которыхъ одинъ встрѣчается въ Гвианѣ и сѣверной Бразиліи, слѣдовательно, въ Южной Америкѣ, другой же въ Африкѣ, въ Сенегамбіи. Очевидно, и эти два рода древніе, имѣвшіе нѣкогда сплошное географическое распространеніе и гораздо большее количество видовъ, нынѣ почти вездѣ вымершихъ.

Разсматривая филогенетическія отношенія подсемейства *Coccoloboideae*, группы *Coccolobeae*, Удо Даммеръ говоритъ, что всѣ 5 родовъ, входящихъ въ составъ *Coccolobeae*, представляютъ одну естественную обособленную группу, уже издавна расщепившуюся на двѣ вѣтви; къ одной вѣтви относятся роды *Antigonon*, *Podopterus* и вышеупомянутая *Brunnichia*, а къ другой вѣтви можно отнести *Muehlenbeckia* (см. рис. 296, А—С) и обширный родъ *Coccoloba* (см. рис. 296, D—J), причемъ родоначальнымъ исходнымъ типомъ всей группы, т. е. обѣихъ вѣтвей, является именно *Muehlenbeckia*. Къ другой группѣ подсемейства *Coccoloboideae* — *Triplariideae*

принадлежать 4 рода, изъ которыхъ вышеупомянутый родъ *Symmeria* наиболѣе обособленъ морфологически, отличаясь отъ всѣхъ *Polygonaceae* большимъ количествомъ тычинокъ (отъ 20—50) и особымъ устройствомъ плодовъ, а его прерывчатое географическое распространеніе, въ связи съ упомянутыми морфологическими признаками, ясно указываетъ на древность этого рода и его обособленное филогенетическое развитіе, какъ полагаетъ Удо Даммеръ.

Если мы обратимся теперь къ подсемейству *Rumicoideae*, то, помимо упомянутыхъ уже раньше родовъ — *Lastarriaea* (1 видъ), *Chorizanthe* (4 вида) и *Oxytheca* (5 видовъ) изъ группы *Eriogoneae*, имѣющихъ прерывчатое географическое распространеніе съ одной стороны въ Калифорніи (или вообще въ западной части Сѣверной Америки), съ другой стороны въ Чили, заслуживаетъ особаго вниманія родъ *Emex* изъ группы *Rumiceae*. *Emex* — это однолѣтняя травка, съ раздѣльнополистыми однодомными анемофильными цвѣтами, съ шестьюраздѣльнымъ покровомъ, 4—6 тычинками въ мужскихъ цвѣтахъ и трехчленнымъ гинецеемъ въ женскихъ цвѣтахъ. Эта травка встрѣчается въ средиземноморской области Европы, въ южной Африкѣ и Австраліи, причемъ средиземноморской области свойственъ одинъ видъ, а южной Африкѣ и Австраліи другой видъ, но настолько близкій, что оба вида можно разсматривать, какъ одинъ, съ небольшими лишь различіями расоваго характера въ столь разрозненныхъ областяхъ ихъ распространенія.

Роды *Emex*, *Rumex* (см. рис. 290), *Oxyria*, *Rheum* (см. рис. 295), по мнѣнію Удо Даммера, образуютъ весьма естественную группу одного происхожденія изъ неизвѣстнаго вымершаго прототипа, который далъ двѣ производныхъ вѣтви: одна изъ нихъ — это *Emex*, типъ нынѣ тоже большею частью вымершій, какъ и его прототипъ, но сохранившійся въ числѣ 1—2 видовъ на противоположныхъ концахъ земного шара; другая вѣтвь этого вымершаго прототипа представлена нынѣ полиморфнымъ родомъ *Rumex* (см. рис. 290) и монотипнымъ арктическимъ *Oxyria*, представляющимъ, въ сущности, тотъ же *Rumex*, съ небольшими лишь измѣненіями, и, вмѣстѣ съ тѣмъ, раздвоенными тычинками наружнаго круга переходъ къ среднеазиатскому роду *Rheum* (см. рис. 295).

Мы видимъ изъ этого, что роды семейства *Polygonaceae*,

имѣющіе уклоняющееся и при томъ сильно разрозненное географическое распространеніе, вмѣстѣ съ тѣмъ представляютъ и морфологически типы весьма оригинальные, исходные для другихъ болѣе совершенныхъ и широко по земному шару распространенныхъ типовъ, и, по всей вѣроятности, близкіе къ исчезнувшимъ, окончательно вымершимъ прототипамъ.

Къ только что разсмотрѣнному роду *Etex* изъ подсемейства *Rumicoideae* наиболѣе близокъ изъ третьяго подсемейства *Polygonoideae* родъ *Oxygonum* (7 видовъ). Это единственный родъ изъ всего семейства, свойственный одной лишь Африкѣ и встрѣчающійся въ тропической восточной Африкѣ и, главнымъ образомъ, въ южной Африкѣ. Это однолѣтнія или многолѣтнія травы съ полигамными ациклическими цвѣтами, имѣющими частью признаки подсемейства *Rumicoideae*, частью *Polygonoideae*. Остальные представители подсемейства *Polygonoideae* свойственны, главнымъ образомъ, центральной Азіи, родъ же *Polygonum*—гречишникъ съ его 150 видами (самый крупный родъ во всемъ семействѣ) широко распространенъ по всѣмъ пяти частямъ свѣта, преимущественно встрѣчаясь въ умѣренныхъ поясахъ земного шара. Роды *Eagopyrum* (2 вида) — гречиха (см. рис. 297), вездѣ нынѣ культивируемая, но въ дикомъ состояніи въ точности еще не извѣстная (вѣроятно, мѣсто происхожденія дикой гречихи надо искать въ горахъ средней и восточной Азіи) и *Polygonella* (5—6 видовъ), свойственная флорѣ Сѣверной Америки, настолько близки къ этому центральному роду, что можно констатировать тѣ виды рода *Polygonum*, къ которымъ эти два рода родственно близки, и м. б. было бы послѣдовательнѣе и эти два маленькихъ рода присоединить все къ тому же полиморфному и космополитному роду *Polygonum*, происшедшему и расселившемуся по землѣ, очевидно, въ болѣе новыя геологическія эпохи. Все это б. ч. травы, рѣже полукустарники. Но къ этой новѣйшей группѣ родовъ (за исключеніемъ болѣе древняго рода *Oxygonum*, близкаго къ роду *Etex*), объединяемыхъ подъ общимъ именемъ *Polygoneae*, близка еще одна весьма естественная группа родовъ, представленная ксерофитными кустарниками пустынь средней и передней Азіи — *Atraphaxis* (см. рис. 294, A—E), *Pteroporum* и *Calligonum* (см. рис. 294, F—K). Ихъ происхож-

дение надо, вѣроятно, отнести къ концу третичнаго періода, когда впервые стали возникать среди Азіатскаго материка степи и пустыни. Цвѣты этихъ трехъ родовъ построены очень непостоянно: то они циклическіе, то полуциклическіе, то ациклическіе или спиральные; количество тычинокъ тоже варьируетъ отъ 6—8 до 12—18 въ цвѣткѣ (см. рис. 294, Г).

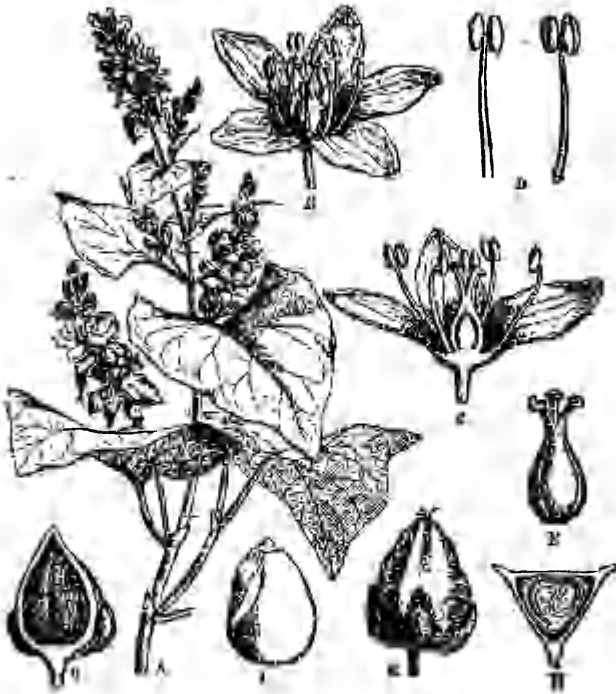


Рис. 297. Гречиха — *Polygonum Fagopyrum* L.: А — верхняя часть растенія въ натуральную величину; В — цвѣтокъ, С — цвѣтокъ въ продольномъ разрѣзѣ, D — тычинка спереди и сзади, E — пестикъ, F — плодъ, G — продольный разрѣзъ плода, H — поперечный разрѣзъ плода, въ бѣлкѣ видны изогнутыя сѣмядоли зародыша, J — зародышъ сѣмени (по Вармингу).

Съ другой стороны у этихъ азіатскихъ кустарниковъ сильно развиты сложныя биологическія приспособленія къ пустынному ихъ образу жизни и въ особенности къ распространению сѣмянъ и плодовъ по безводнымъ пустынямъ средней Азии (см. рис. 294, D, K). Изъ трехъ родовъ этой группы наиболѣе родственны между собою центрально-азіатскіи *Atraphaxis*, доходящіи на западъ до сѣверной Африки и Греціи, и *Pteropyrum*, свойственный юго-западной Азии до

Авганистана и сѣверной Индіи. Родъ же *Calligonum*, встрѣчающійся въ средней и центральной Азіи, сѣверной Африкѣ и южной Россіи, стоитъ, по своимъ морфологическимъ признакамъ, нѣсколько особнякомъ въ системѣ.

Изъ вышеприведенныхъ ботанико-географическихъ данныхъ, соотвѣтственнымъ образомъ проанализированныхъ, мы можемъ хотя бы съ нѣкоторымъ приближеніемъ, ибо данныхъ палеонтологическихъ у насъ для этого семейства не имѣется, возстановить исторію развитія семейства и указать среди него и типы болѣе древніе, вымирающіе, угасающіе, и типы новѣйшіе, возникшіе въ разные геологическіе моменты (въ третичный періодъ, въ концѣ третичнаго періода и во время степного періода, и, наконецъ, въ ледниковую эпоху) и указать исходной частью земного шара для современныхъ *Polygonaceae* — Америку. Но во времена еще болѣе древнія, вѣроятно, въ началѣ третичнаго періода или даже въ мѣловую эпоху *Polygonaceae* имѣли иное географическое распространеніе и были представлены иными типами, и многіе современные монотипные или олиготипные его роды, обособленные морфологически и имѣющіе разрозненное крайне оригинальное географическое распространеніе, даютъ намъ хотя бы и слабое, но все же нѣкоторое представленіе о предкахъ и прототипахъ этого семейства.

Изъ 30 родовъ семейства *Polygonaceae* мы насчитываемъ монотипныхъ родовъ 8—9
олиготипныхъ, содерж. въ себѣ отъ 2—10 вид. 11—10
олиготипныхъ, содерж. въ себѣ отъ 10—20 вид. 6
и полиморфныхъ (отъ 30—150 видовъ) 5

Изъ нихъ, какъ мы видѣли, 4 рода весьма крупныхъ, а именно, западно-американскій родъ *Eriogonum* (см. рис. 291) насчитываетъ въ себѣ до 120 видовъ, тропическій американскій родъ *Coccoloba* (см. рис. 296, D) до 125 видовъ и космополитные роды *Rumex* (см. рис. 290) — до 100 видовъ и *Polygonum* до 150.

Въ морфологическомъ отношеніи за прототипъ семейства *Polygonaceae*, по діаграммѣ цвѣтка, можно принять родъ *Pterostegia* (см. рис. 298 и 300, A'). Это маленькое, распростертое по землѣ однолѣтнее растеніице, весьма часто встрѣчающееся въ Калифорніи. Діаграмма цвѣтка его (см. рис. 298, B) построена по типичному плану цвѣтка одно-

дольнаго, т. е. трехчленнаго пятициклическаго цвѣтка. Цвѣты сидятъ по одиночкѣ или въ небольшомъ количествѣ въ пазухахъ супротивныхъ листьевъ. Два прицвѣтныхъ листа (*b*) ко времени созрѣванія плода срастаются между собою и образуютъ по бокамъ особые воздушные мѣшки (см. рис. 298, *C*, *D*, *E*, *b*), способствующие разсѣиванію плодовъ при помощи вѣтра. Невзрачный околоцвѣтникъ состоитъ изъ двухъ круговъ, по 3 члена въ каждомъ (см. рис. 298, *B*, *F*, *E*); андроцей образованъ 6-ю тычинками, въ двухъ кругахъ (см. фиг. *B*), по 3 въ каждомъ, чередующимися съ листиками около-

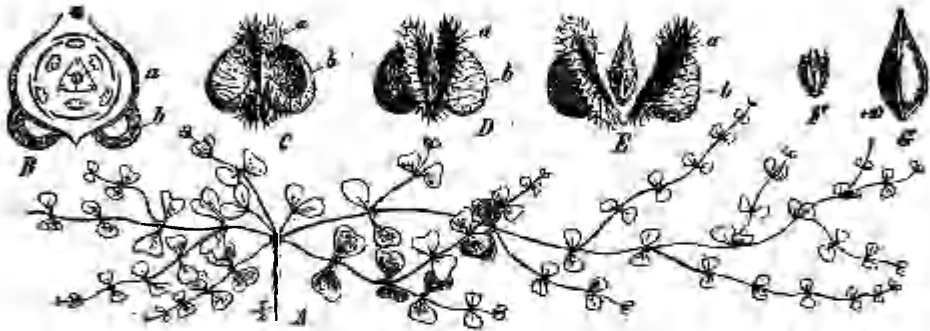


Рис. 298. *Pterostegia drymaroides* Fisch. et Mey. изъ Калифорніи: *A* — цѣлое растение въ половину естественной величины, *B* — діаграмма цвѣтка; *C* — сросшіеся между собою прицвѣтники, окружающіе плодъ ко времени его созрѣванія: *a* — свободные крыловидные отростки, *b* — мѣшковидные летательные органы; *D* — то же самое, но прицвѣтники отогнуты въ стороны, такъ что виденъ плодъ между ними; *E* — то же самое, но въ расчлененномъ состояніи; *F* — цвѣточный покровъ; *G* — плодъ, увеличенный въ 10 разъ (по У до Даммеру).

цвѣтника. Тычинки наружнаго круга противостоятъ листикамъ околоцвѣтника наружнаго круга, тычинки внутренняго круга — таковымъ же листикамъ околоцвѣтника внутренняго круга. Гинецей трехчленный (фиг. *B*, *E*, *G*).

Отъ этой основной діаграммы *Pterostegia*, представляющей прототипъ цвѣтка *Polygonaceae*, производятся легко діаграммы всѣхъ другихъ *Polygonaceae*, и болѣе простыхъ, и болѣе сложныхъ. Примѣръ очень упрощенной діаграммы представляетъ прилагаемая діаграмма арктическаго монотипнаго рода *Koenigia* (см. рис. 299, *B*), однолѣтняго крошечнаго растеньица, достигающаго величины иногда всего нѣсколькихъ линий длины и редуцированнаго до послѣдней возможности. Здѣсь цвѣтокъ весьма упрощенный. По бокамъ

его два прицвѣтныхъ листа (*b*), покровъ изъ 3-хъ покрово-листочковъ въ одномъ кругѣ, тычинокъ 3 въ одномъ кругѣ и трехчленный гинецей.

У *Rheum* — ревеня (см. рис. 295, *A*, *B*, *C*) диаграмма цвѣтка (см. рис. 300, *A*) по типу *Pterostegia*, но у него не 6, а 9 тычинокъ, такъ какъ внѣшній кругъ тычинокъ удвоенъ. У *Oxyria*, арктическаго вида, цвѣты не трехчленные, а съ двучленными кругами, но по типу *Rheum*'а, $P_{2+2} A_{4+2} G_2$, т. е. наружный кругъ тычинокъ удвоенъ. Цвѣтокъ *Rumex*'а, щавеля (см. рис. 300, *B*)¹, трехчленный, построенъ по типу



Рис. 299. *Koenigia islandica* L. изъ арктическихъ странъ: *A* — растение въ естественную величину, *B* — диаграмма цвѣтка, *C* — цвѣтокъ, *D* — завязь со столбикомъ и рыльцемъ, *E* — зрѣлый плодъ, *F* — сѣмя; фиг. *C—F* увеличены въ 15—30 разъ (по У до Даммеру).

цвѣтка *Rheum*'а, но тычинокъ 6, а не 9, вслѣдствіе атрофіи внутренняго круга тычинокъ. У *Emex* диаграмма по типу *Rumex*, но двучленная, а не трехчленная.

У *Polygonum* (см. рис. 300, *D*, *E*), такъ же какъ у *Coccoloba*, *Muehlenbeckia* и др., цвѣты не циклическіе, а ациклическіе; у *Polygonum* и нѣкоторыхъ другихъ родовъ они, на первый взглядъ, пятичленные; но диаграмму ихъ можно произвести все отъ той же диаграммы *Rheum*'а (см. рис. 300, *D*, *E* и *A*), при чемъ, однако, одинъ изъ шести листочковъ околоцвѣтника (вѣроятно, передній) смѣщается и является собственно въ видѣ прицвѣтника, такъ что въ околоцвѣтникѣ остается всего 5 листочковъ, располагающихся теперь не двумя кругами, какъ у *Rheum*'а, а ациклически, спирально, по формулѣ $\frac{5}{5}$. Листочки эти обыкновенно здѣсь окрашенные, вѣнчикоovidные. Тычинокъ остается 2 круга, но развивается ихъ обыкновенно не 6, и не 9, какъ у *Rheum*'а,

а отъ 5 до 8, что объясняется расщепленіемъ нѣкоторыхъ тычинокъ наружнаго круга и атрофіей нѣкоторыхъ тычинокъ внутренняго круга (см. рис. 300, *D*, *E*). Тычинки наружнаго круга обращены пыльниками внутрь, а внутренняго круга — наружу (см. рис. 300, *C*, *D*, *E*), и по этому признаку можно отличить тычинки того и другаго круга другъ отъ друга и установить, которыя изъ нихъ атрофировались, а которыя удвоились. На прилагаемой діаграммѣ *Eagopyrum* — гречихи (см. рис. 300, *C*) мы видимъ удвоеніе задней и лѣвой тычинки наружнаго круга и всѣ три тычинки внутренняго круга, такъ что всего тычинокъ $5+3$, т. е. 8, а гинецей еще состоитъ изъ трехъ плодolistиковъ. А на другой діаграммѣ, изображающей цвѣтокъ *Polygonum lapathifolium* (см. рис. 300, *D*), мы видимъ въ цвѣткѣ всего 6 тычинокъ и двучленный гинецей, причемъ въ наружномъ кругѣ тычинокъ задняя и лѣвая тычинки удвоились, а изъ внутренняго круга тычинокъ осталась всего одна лѣвая тычинка, парная же ей правая тычинка, равно какъ, вѣроятно, и передняя — атрофированы.

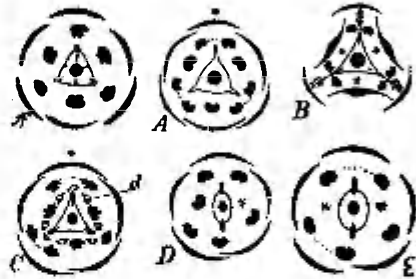


Рис. 300. Діаграммы цвѣтовъ *Polygonaceae*: *A'* — *Pterostegia*, *A* — *Rheum*, *B* — *Rumex*, *C* — *Eagopyrum*, *D* — *Polygonum lapathifolium*, *E* — *Polygonum amphibium*; постепенный переходъ отъ цвѣтка трехчленного къ цвѣтку пятичленному; *d* — медовики (по Эйхлеру).

Рука объ руку съ явленіями удвоенія тычинокъ наружнаго круга и атрофіей тычинокъ внутренняго круга идетъ упрощеніе гинецея съ трехъ до двухъ плодolistиковъ, образование вѣнчиковиднаго покрова, переходъ отъ цикличности къ ацикличности, къ спиральному расположенію покровolistиковъ по формулѣ $\frac{2}{5}$ и развитіе нектарниковъ у основанія нитей тычинокъ, въ видѣ дисковидныхъ расширеній цвѣтоложа, какъ это мы, напримѣръ, видимъ на діаграммѣ *Eagopyrum* (см. рис. 300, *C*, *d*; см. также рис. 295, *C*, *d*).

Впрочемъ, по изслѣдованію Шумана, ациклическіе пятичленные цвѣты *Polygonaceae* нельзя въ строгомъ смыслѣ назвать спиральными. По его изслѣдованіямъ, при развитіи такихъ цвѣтовъ сначала закладываются два боковыхъ покрово-

листика, потомъ между ними залагается 3-й задній покровлистикъ, и, наконецъ, подъ угломъ два переднихъ — 4-й и 5-й. Такимъ образомъ тутъ собственно нѣтъ ни циклическаго, ни спиральнаго листорасположенія, да и порядокъ появленія тычинокъ въ андроцеѣ, по мнѣшю Шумана, не даетъ возможности установить здѣсь строго циклическое или строго спиральное расположеніе органовъ андроцея, и потому, въ общемъ, строеніе цвѣтовъ *Polygonaceae*, въ особенности съ формулою цвѣтка $P_5 A_{5-8}$, весьма еще неопредѣленное, такъ же какъ и въ ранѣе разсмотрѣнныхъ нами порядкахъ цвѣтковыхъ растений. Къ этому неопредѣленному строенію цвѣтовъ *Polygonaceae* надо прибавить еще различныя явленія упрощенія въ строеніи цвѣтовъ или явленія смѣщенія органовъ. Упрощенія выражаются въ появленіи раздѣльнополости (см. рис. 290, 3, 4, 5), двудомности, полигаміи, въ появленіи приспособленій къ самоопыленію въ цвѣтахъ тѣхъ родовъ, которые приспособились уже или начали приспособляться къ насѣкомоопыляемости.

Явленія смѣщенія органовъ замѣчаются и въ андроцеѣ, въ особенности же въ измѣненіи положенія листиковъ околоцвѣтника, ведущія въ концѣ концовъ къ дифференцировкѣ его на два неодинаковыхъ круга (чашечковидный и вѣнчиковидный), но одинаковаго происхожденія. Итакъ, если здѣсь уже и образуется иногда гетерохламія и начало вѣнчиковиднаго органа, органъ этотъ не новаго происхожденія, *suī generis*, и не результатъ метаморфоза тычинокъ, а все тотъ же простой покровъ *Monochlamydeae*, но частью исполняющій свои старыя функціи защитнаго органа, частью начинающій брать на себя роль органа, привлекающаго насѣкомыхъ, способствующихъ перекрестному опыленію цвѣтовъ. Мы видимъ такимъ образомъ въ семействѣ *Polygonaceae* постепенный переходъ отъ вѣтроопыляемости къ насѣкомоопыляемости и первыя приспособленія цвѣтка къ привлеченію насѣкомыхъ, что выражается въ образованіи хотя бы и довольно примитивнаго, окрашеннаго, вѣнчиковиднаго покрова, въ появленіи нектарниковъ, въ видѣ дисковидныхъ выростовъ цвѣтоложа, въ образованіи головчатыхъ рылецъ и т. д. У рода *Tagopyrum* (см. рис. 297) наблюдается явленіе гетеростилии, выражающееся въ образованіи двоякаго рода цвѣтовъ, съ длинными

столбиками и короткими тычинками или, наоборотъ, съ короткими столбиками и длинными тычинками. У нѣкоторыхъ *Polygonaceae* замѣчаются явленія гетерогаміи, напримѣръ, у *Polygonum Bistorta* наблюдается протерандрія. Но въ общемъ, хотя *Polygonaceae* ушли дальше по пути эволюціи, чѣмъ предшествующіе имъ порядки однопокровныхъ двудольныхъ растений, ихъ приспособленія къ насѣкомоопыляемости стоятъ на довольно низкой ступени развитія, и этотъ порядокъ также является

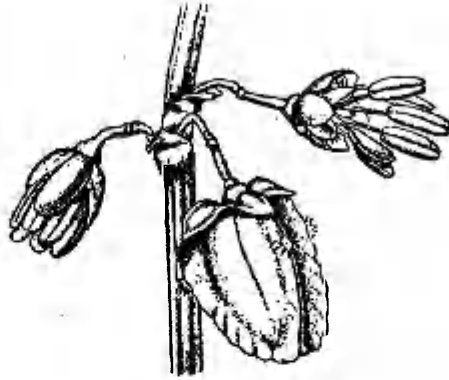


Рис. 301. Часть соцвѣтія щавеля — *Rumex scutatus* L. съ цвѣтами и полужрѣлымъ плодомъ (по Веттштейну).

типичнымъ порядкомъ *Monochlamydeae*. Большую эволюцію замѣчаемъ мы въ сферѣ образованія соцвѣтій; въ особенности сложныя соцвѣтія наблюдаются, какъ уже сказано было, въ группѣ американскихъ *Eriogoneae* (см. рис. 291), но и въ



Рис. 302. Плодъ щавеля — *Rumex scutatus* L., покрытый листками внутренняго круга околоцвѣтника, приспособленными въ видѣ крыловидныхъ отростковъ для полета плода (по Веттштейну).

подсемействѣ *Polygonoidae* цвѣты собраны иногда въ большемъ количествѣ довольно сложными соцвѣтіями, и такимъ образомъ маленькіе и не особенно ярко по одиночкѣ окрашенные цвѣты образуютъ довольно замѣтныя издали собранія цвѣтовъ, привлекающія своимъ цвѣтомъ и запахомъ насѣкомыхъ.

Но въ особенности любопытныя и сложныя приспособленія наблюдаемъ мы у нѣкоторыхъ группъ *Polygonaceae* въ сферѣ образованія плодовъ и ихъ болѣе широкаго распространенія при помощи вѣтра, животныхъ и т. д. У *Coccolobeae* околоцвѣтникъ ко времени созрѣванія сѣмянъ часто дѣлается мясистымъ и обволакиваетъ сѣмя (см. рис. 296, D—J). У *Rumex* 3 листка внутренняго круга околоцвѣтника направляются вверхъ, по отцвѣтаніи разрастаются и образуютъ такъ

называемые желваки на спинкѣ орѣха (см. рис. 301 и 302). Курьезные летательные аппараты или крючки для зацѣпленія за шерсть животныхъ видимъ мы у плодовъ различныхъ *Polygonaceae*, напримѣръ, *Rumex*, *Rheum* (см. рис. 295, *D*), *Atraphaxis* (см. рис. 294, *D*), *Calligonum* (см. рис. 294, *K*) и др.

Мы, впрочемъ, не будемъ останавливаться на этихъ интересныхъ деталяхъ, имѣющихъ больше значеніе біологическое, чѣмъ филогенетическое, и на этомъ закончимъ разсмотрѣніе порядка *Polygonales*, представляющаго типъ въ общемъ болѣе совершенный, чѣмъ *Urticales*, къ которому онъ до нѣкоторой степени примыкаетъ, и перейдемъ къ разсмотрѣнію слѣдующаго болѣе сложнаго порядка — *Centrospermae*, къ которому *Polygonales* довольно близко примыкаютъ нѣкоторыми своими представителями.

Лекція пятнадцатая.

Лебеда, гвоздика и родственные имъ типы — *Centrospermae*.

У насъ вездѣ на огородахъ, на сорныхъ мѣстахъ растеть травянистое растеніе, извѣстное подъ именемъ лебеды — *Chenopodium* (см. рис. 303). Растеніе это имѣетъ однолѣтній стебель, вышиною отъ 15—80 см., прямой, обыкновенно вѣтвистый; листья его очередные, яйцевидно-ромбическіе, продолговатые или почти ланцетные, неравномѣрно-зубчатые, рѣже цѣльнокрайніе. Все растеніе б. и. м. бѣловато-мучнистое, такъ какъ покрыто маленькими, наполненными довольно непріятно пахнущимъ сокомъ волосками, большая шаровидная конечная клѣточка которыхъ легко отваливается, и эти то клѣточки и придаютъ всему растенію видъ какъ бы усѣяннаго мучнистымъ порошкомъ. Цвѣты лебеды весьма маленькіе, невзрачные, зеленые, покрыты тѣмъ же мучнистымъ налетомъ и собраны въ пазухахъ верхушечныхъ листьевъ клубочками (см. рис. 303, А), подобно тому, какъ это часто бываетъ у кропивоцвѣтныхъ — *Urticaceae*; все вмѣстѣ образуетъ наверху метельчатое соцвѣтіе. Цвѣты приспособлены здѣсь къ вѣтроопыляемости и, подобно какъ у *Urticales* или *Polygonales*, построены весьма просто, по типу однопокровныхъ растеній; только у *Urticales* цвѣты неопредѣленнаго строенія въ числовомъ отношеніи, хотя нерѣдко встрѣчаются среди нихъ цвѣты пятерного типа, у *Polygonales* цвѣты въ планѣ тройного типа, какъ у однодольныхъ, хотя тоже встрѣчаются нерѣдко, въ подсемействѣ *Polygoninae*, цвѣты

пятерного типа, а у *Chenopodium* цвѣты всегда пятерного типа (см. рис. 303, *B* и рис. 304). Околоцвѣтникъ обыкновенно пятираздѣльный, чашечковидный, тычинокъ 5, проти-



Рис. 303. *Chenopodium Quinoa* Willd. — лебеда: *A* — верхняя часть растения; *B* — цвѣтокъ, сильно увеличенный; *C* — цвѣтокъ въ продольномъ разрѣзѣ; *d* — железистый дискъ; *D* — пестикъ съ продольнымъ разрѣзомъ завязи, видна сѣмяпочка; *E* — плодъ, *F* — плодъ въ продольномъ разрѣзѣ; *G* — плодъ въ поперечномъ разрѣзѣ (по Волькенсу).

востоящихъ листикамъ околоцвѣтника, рѣже ихъ меньше; гинецей двучленный, завязь верхняя, одногнѣздная, съ одною основною согнутою сѣмяпочкою (см. рис. 303, *C*, *B*). Рылецъ обыкновенно 2, рѣже 3—5, нитевидныхъ, хорошо приспособленныхъ къ вѣтровому опыленію (см. рис. 303, *D* и 304, *A*). Плодъ — орѣхъ (см. рис. 303, *E*). Такимъ образомъ, по строе-

нію своихъ просто устроенныхъ цвѣтовъ, сѣмяпочекъ, соцвѣтій, плодовъ, а также по вѣтроопыляемости, лебеда стоитъ на томъ же довольно низкомъ уровнѣ развитія, какъ и ранѣе разсмотрѣнные порядки *Monochlamydeae*, на примѣръ, *Urticales* или *Polygonales* [срав., на примѣръ, діаграмму *Chenopodium* (на рис. 304, *B*), съ діаграммами этихъ двухъ порядковъ (на рис. 287, стр. 280 и на рис. 300, стр. 307)]. Родъ лебеда или марь, *Chenopodium*, представленъ во флорѣ Европейской Россіи болѣе, чѣмъ 15-ю видами, со многими разновидностями; это б. ч. растенія сорные. Родъ этотъ распространенъ въ умѣренномъ поясѣ всего земного шара, насчитываетъ въ себѣ до

50—60 видовъ и принадлежитъ къ обширному семейству *Chenopodiaceae*, представленному б. ч. растеніями солончаковыми или живущими въ степяхъ и пустыняхъ всего земного шара, встрѣчающимися во всѣхъ пяти частяхъ свѣта (см. карту на рис. 328, на стр. 336) въ видѣ оригиналь-



Рис. 304. *Chenopodium Bonus-Henricus* L.— лебеда: *A* — цвѣтокъ, два листка околоцвѣтника и двѣ противоположныя имъ тычинки удалены (по Вармингу); *B* — діаграмма цвѣтка.

ныхъ, б. ч. галофитныхъ или сорныхъ растеній, съ такими же примитивными однопокровными цвѣточками, какъ изображено на нашей діаграммѣ (см. рис. 304, *B*), и какъ мы ихъ наблюдаемъ у нашей обыкновенной лебеды. Всего семейство *Chenopodiaceae* насчитываетъ въ себѣ 75 родовъ и болѣе 540 видовъ.

Очень часто на той же грядкѣ или клумбѣ въ нашемъ саду, гдѣ мы всегда найдемъ лебеду — эту докучливую сорную траву нашихъ цвѣтниковъ и огородовъ, тщательно культивируется нами красивое, ярко-окрашенное растеніе — гвоздика, *Dianthus* (см. рис. 305). На первый взглядъ, гвоздика ничего общаго съ лебедой не имѣетъ, кромѣ общности произрастанія на грядкѣ, причемъ одну мы тщательно выращиваемъ, другую же не менѣе тщательно, но обыкновенно малоуспѣшно выпалываемъ, ибо не успѣемъ мы начисто прополоть нашу клумбу, какъ черезъ 2—3 недѣли опять появляется лебеда, быстро растеть и заглу-

шаетъ красивую зелень и ярко окрашенные цвѣты нашей гвоздики. Гвоздика, *Dianthus* — травянистое растение, съ



Рис. 305. Гвоздика — *Dianthus*
Caryophyllus L.

цилиндрическими, б. ч. узловатыми стеблями, съ супротивными, очень часто линейными или неширокими, цѣльными, простыми листьями, сросшимися во влагалища, съ сидячею цѣльнокрайнею пластинкой; узкіе листья гвоздики съ ихъ влагалищами и параллельной нерватурой скорѣе напоминаютъ листья злаковъ (*Gramineae*), только у послѣднихъ они никогда не бываютъ супротивными. Цвѣты гвоздики крупные, собранные въ дихазисы, переходящіе иногда въ завитки, и устроены по типу не однопокровныхъ, а двупокровныхъ, раздѣльно-лепестныхъ растений, съ ихъ характерной діаграммой (см. рис. 306, *C*) пятичленного пятициклическаго цвѣтка, характеризующаго высшій типъ

цвѣтковыхъ растений и совершенно не встрѣченнаго нами до сихъ поръ среди низшихъ изучаемыхъ нами порядковъ двудольныхъ растений. Чашечка

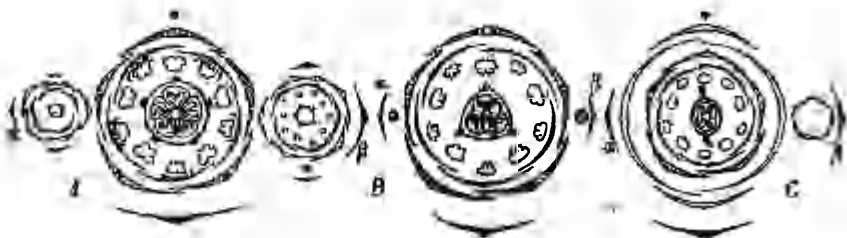


Рис. 306. Диаграммы цвѣтовъ нѣкоторыхъ гвоздичныхъ — *Caryophyllaceae*:
A — *Viscaria viscosa* (Gil.) Aschers., *B* — *Silene venosa* (Gil.) Aschers.,
C — гвоздика, *Dianthus plumarius* L.; послѣдняя съ 4-мя покровными
листьями; всѣ три съ прицвѣтниками — *a*—*β* и съ покровнымъ листомъ *b* —
впереди диаграммъ (по Эйхлеру).

гвоздики состоитъ изъ пяти сросшихся чашелистиковъ. Далѣе идетъ ясно развитой, ярко окрашенный вѣнчикъ, изъ пяти свободныхъ лепестковъ, чередующихся съ чашелистиками. Лепестки состоятъ изъ широкаго ярко окрашеннаго отгиба и узкаго ноготка (см. рис. 308, *β*); послѣдними — ноготками вѣнчикъ гвоздики заключенъ въ сростнолистную зеленую чашечку. У основанія чашечки гвоздики имѣется одна или нѣсколько паръ верховыхъ листьевъ (см. рис. 305), далѣе идутъ по бокамъ цвѣтка прицвѣтные листочки α и β , въ пазухахъ которыхъ сидятъ цвѣточные почки дихазія (см. рис. 306, *C*), и, наконецъ, впереди діаграммы мы видимъ покровный листь b ; діаграмма соцвѣтія напоминаетъ намъ діаграммы дихазіевъ *Fa-*

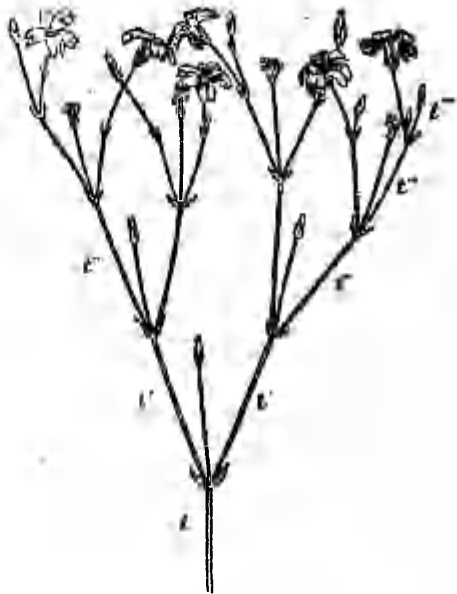


Рис. 307. Соцвѣтіе — дихазій *Ceratium collinum*: $t-t'''$ — послѣдовательныя оси.

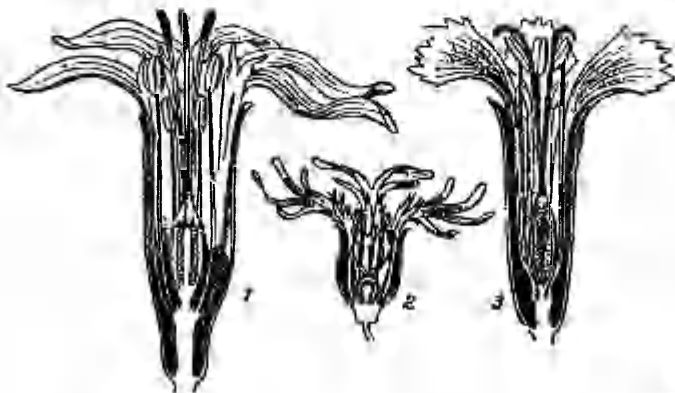


Рис. 308. Цвѣты нѣкоторыхъ гвоздичныхъ (*Caryophyllaceae*): 1 — *Silene nutans* L., 2 — *Lychnis Flos-euculi* L., 3 — *Dianthus Carthusianorum* L. (по Веск.). На фиг. 1 и 2 видна коронка или paracorolla.

gales (см. рис. 307 и ср. съ рис. 237), но сами цвѣты устроены весьма сложно и отлично приспособлены къ перекрестному

опыленію при помощи насѣкомыхъ, притомъ же болѣе высоко организованныхъ и интеллигентныхъ насѣкомыхъ, съ длинными хоботками. Помимо сложно устроеннаго и отлично приспособленнаго къ посѣщенію насѣкомыхъ яркаго вѣнчика, который у нѣкоторыхъ другихъ гвоздичныхъ, близкихъ къ роду *Dianthus*, усложняется еще образованіемъ придаточнаго вѣнчика или коронки (*ligula*, *paracorolla*) (см. діаграмму *A* на рис. 306 — *Viscaria viscosa* или рис. 308, 2 — *Lychnis Flos-cusculi*), мы видимъ вполнѣ развитой внутри цвѣтка пятичленный андроцей и двучленный гинецей (см. рис. 306, *C* и 308, 3), какъ они свойственны большинству высшихъ двудольныхъ растеній, не только свободнолепестныхъ, но и

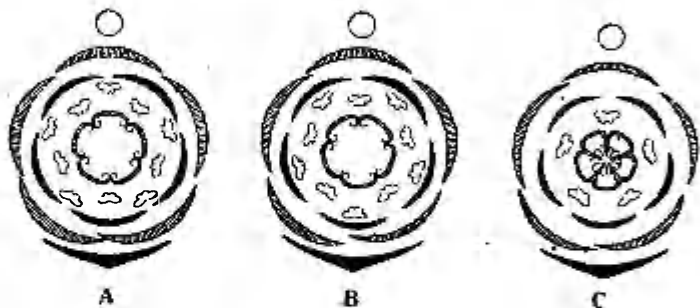


Рис. 309. Схематическія діаграммы цвѣтовъ: *A* — диплостемоннаго, *B* — обдиплостемоннаго, *C* — гаплостемоннаго.

сростнолепестныхъ, ушедшихъ далѣе всего по пути эволюціи и составляющихъ вѣнецъ въ естественной системѣ покрытосѣменныхъ растеній. Андроцей гвоздики пятичленный, двучисленный (см. рис. 306, *C* и 308, 3). Это прототипъ андроцея всѣхъ высшихъ двудольныхъ растеній; онъ отклоняется отъ обычнаго типа андроцея высшихъ цвѣтковыхъ растеній только въ одномъ отношеніи, что онъ обдиплостемонный (см. рис. 309, *B* и срав. съ рис. 306, *C*), т. е. тычинки наружнаго круга сидятъ противъ лепестковъ вѣнчика, а не чередуются съ ними, а тычинки внутренняго круга чередуются, наоборотъ, съ лепестками вѣнчика. Впрочемъ, мы увидимъ впослѣдствіи, что тутъ произошло смѣщеніе круговъ, и то, что мы принимаемъ при разсматриваніи готоваго цвѣтка за наружный кругъ тычинокъ, есть, на самомъ дѣлѣ, внутренній кругъ, а внутренній кругъ тычинокъ есть наружный кругъ, про-

тивостоящій чашелистикамъ и чередующійся съ лепестками, какъ показываетъ исторія развитія цвѣтка. Пестикъ гвоздики двучленный, образовавшійся изъ срастанія двухъ плодолистиковъ (см. рис. 306, С); завязь верхняя, одногнѣздная, съ осевымъ сѣменосцемъ (см. рис. 310, 2). На осевомъ сѣменосцѣ въ два двойныхъ ряда сидятъ многочисленныя согнутыя сѣмяпочки. Столбиковъ два съ длинными рыльцами (см. рис. 305, 308, 3), хорошо приспособленными къ воспріятію пыльцы, переносимой съ цвѣтка на цвѣтокъ бабочками и другими длиннохоботковыми насѣкомыми, усаживающимися на отгибъ лепестковъ вѣнчика и засовывающими свои длинные хоботки въ суженный зѣвъ вѣнчика (см. рис. 308, 3). Послѣ опыленія цвѣтокъ увядаетъ, лепестки и тычинки опадаютъ, а завязь развивается въ одногнѣздный сухой плодъ — коробочку, раскрывающуюся 4-мя зубчиками (см. рис.



Рис. 310. Плоды *Caryophyllaceae* въ продольномъ разрѣзѣ: 1 — *Silene nutans*, 2 — *Dianthus Carthusianorum* (по Beck).

310, 2) и постепенно высыпающую мелкія почковидныя сѣмена, весьма часто бородавчатыя отъ мелкихъ кутикулярныхъ возвышеній.



Рис. 311. Плодъ *Caryophyllaceae*, раскрывающійся десятью зубчиками, въ продольномъ разрѣзѣ: *Cerastium caespitosum* (по Beck).

Къ гвоздикѣ (*Dianthus*) весьма близки другіе роды гвоздичныхъ (*Caryophyllaceae*), тоже съ ярко окрашенными вѣнчиками и разнообразными сложными приспособленіями къ перекрестному опыленію при помощи различныхъ, болѣе высокоорганизованныхъ насѣкомыхъ. Цвѣты этихъ близкихъ, сосѣднихъ родовъ устроены по тому же типу, какъ у гвоздики, только гинецей ихъ бываетъ не только двучленный, какъ у гвоздики, но и трехчленный (см. диаграмму *Silene venosa* на рис. 306, В), и даже пятичленный (см. диаграмму *Viscaria viscosa* на рис. 306, А). Въ этихъ случаяхъ пестикъ имѣетъ не два, а 3 или 5 столбиковъ (см. рис. 308, 1, 2), завязь одногнѣздная съ осевымъ сѣменосцемъ, на которомъ сѣмяпочки сидятъ тремя или пятью двойными вертикальными рядами, и плодъ — коробочка, разверзающаяся 3-мя или 5-ю, 6-ю (см. рис. 310, 1) или 10-ю зубчиками (см. рис. 311).

Если мы всмотримся въ строеніе пятичленного гинецея, то увидимъ, что плодолистки у однихъ гвоздичныхъ противостоятъ внутреннему кругу тычинокъ и, слѣдовательно, противочашечные (см. діаграмму *Viscaria viscosa* на рис. 306, А), у другихъ же они чередуются съ внутренними тычинками и въ такомъ случаѣ являются противовѣнчиковыми (см. рис. 309, В, 316, А, 338). Хотя завязь у большинства гвоздичныхъ одногнѣздная, но иногда (напримѣръ, у *Lychnis*) у основанія она бываетъ не полно пятигнѣздная, при чемъ неполныя перегородки завязи отходятъ какъ отъ центрального или осевого сѣменосца, такъ и отъ наружной стѣнки завязи.

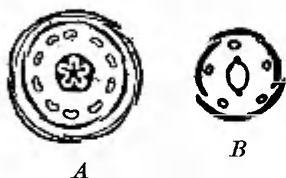


Рис. 312. А — типъ діаграммы гвоздичныхъ. В — типъ діаграммы лебеды и другихъ однопокровныхъ.

Двучленный гинецей гвоздики, *Dianthus* (см. рис. 306, С), или трехчленный гинецей *Silene* (рис. 306, В) легко вывести изъ пятичленного гинецея *Viscaria* (рис. 306, А) путемъ атрофіи соответствующаго числа плодолистковъ, и такимъ образомъ въ типѣ (въ планѣ) формула цвѣтка гвоздичныхъ будетъ такая: $K_5 C_5 A_{5+5} O_5$, т. е. типичный пятичленный

пятициклическій цвѣтокъ, столь характерный для большинства высшихъ двудольныхъ растений и совершенно несвойственный однопокровнымъ двудольнымъ, этимъ простѣйшимъ покрытосѣменнымъ растеніямъ, которыя мы до сихъ поръ изучали. При этомъ въ пятичленномъ пятициклическомъ цвѣткѣ высшихъ двудольныхъ, столь типично представленномъ гвоздичными, мы видимъ два основныхъ закона построенія циклическаго цвѣтка: законъ кратныхъ отношеній и законъ чередованія органовъ. Основной планъ строеія цвѣтка высшихъ двудольныхъ, впервые, слѣдовательно, встрѣчающійся намъ среди гвоздичныхъ, будетъ такой, какъ онъ изображенъ на прилагаемой діаграммѣ первой (см. рис. 312, А). Рядомъ же приведена для сравненія діаграмма лебеды и вообще однопокровныхъ (см. рис. 312, В). Мы видимъ у гвоздичныхъ въ основномъ планѣ строенія ихъ цвѣтовъ 5 чашелистиковъ, 5 чередующихся съ ними лепестковъ, 5 наружныхъ тычинокъ противочашечныхъ, 5 внутреннихъ тычинокъ противовѣнчиковыхъ (у гвоздичныхъ, вслѣдствіе обдиплостемоніи,

смѣщенія круговъ, послѣднія собственно дѣлаются наружными тычинками, а первыя внутренними) и, наконецъ, 5 противочашечныхъ плодолистиковъ (какъ это мы и видимъ у *Lychnis* или *Viscaria*). Исторія развитія цвѣтка *Caryophyllaceae* показываетъ, что такъ называемый наружный или противовѣнчиковый кругъ тычинокъ залагается позже тычинокъ внутреннихъ, противочашечныхъ; точно такъ же и прохожденіе сосудистоволокнистыхъ пучковъ въ цвѣткѣ *Caryophyllaceae* учитъ насъ, что на самомъ дѣлѣ противочашечныя тычинки принадлежатъ наружному кругу, а противовѣнчиковыя — внутреннему, какъ это наблюдается у типичнаго диплостемоннаго андроцея (ср. рис. 309, *A* и *B*), ибо сосудистоволокнистые пучки тычинокъ противочашечныхъ расположены въ цвѣточной оси ближе кнаружи, чѣмъ сосудистоволокнистые пучки тычинокъ противовѣнчиковыхъ; наблюдаемое же въ готовомъ цвѣткѣ расположеніе тычинокъ, изъ которыхъ наружными являются какъ бы тычинки противовѣнчиковыя, есть слѣдствіе послѣдующаго смѣщенія тычинокъ, главнымъ образомъ верхнихъ ихъ частей. Что касается непостояннаго положенія въ семействѣ этомъ плодолистиковъ, которые въ случаѣ изомеріи у однѣхъ формъ противочашечныя, у другихъ — противовѣнчиковыя, то Браунъ и Рорбахъ объясняютъ явленіе это такъ: въ типѣ у *Caryophyllaceae* не одинъ, а два круга плодолистиковъ, одинъ наружный кругъ — противочашечный, другой внутренній — противовѣнчиковый; и вотъ у однихъ родовъ (какъ, наприм., у *Lychnis* или *Viscaria*) развивается окончательно наружный кругъ гинецея, а внутренній атрофируется — получаютъ, слѣдовательно, въ результатѣ плодолистики противочашечныя; у другихъ же родовъ, наоборотъ, развивается внутренній кругъ гинецея, а наружный атрофируется, и тогда въ результатѣ имѣющіеся въ цвѣткѣ плодолистики будутъ противовѣнчиковыми (послѣдній случай, повидимому, встрѣчается рѣже).

Діаграмма лебеды (см. рис. 312, *B*) или вообще сем. *Chenopodiaceae* рѣзко отличается отъ діаграммы гвоздичныхъ и очень напоминаетъ то, что мы видѣли у цѣлаго ряда порядковъ *Monochlamydeae*, съ различными лишь модификаціями, главнымъ образомъ, въ числовомъ отношеніи. Здѣсь — 5 листиковъ наружнаго чашечковиднаго покрова, 5 противочашечныхъ тычинокъ и два плодолистика (см. рис. 313).

Законъ кратныхъ отношеній до нѣкоторой степени проявляется, ибо, если околоцвѣтникъ пятилистный, то и тычинокъ 5, если четырехлистный, какъ у *Alnus*, наприм., то ихъ 4, и т. д. Но этотъ законъ кратныхъ отношеній среди изученныхъ однопокровныхъ далеко не проводится точно и послѣдовательно. Мы видѣли у многихъ низшихъ цвѣтковыхъ растений, что количество тычинокъ либо неопредѣленное и превосходить число листиковъ околоцвѣтника (*Juglandaceae*, см. рис. 216, B, на стр. 216, *Ulmaceae*, см. рис. 277, B, на стр. 276), либо ихъ меньше. Послѣднее можно

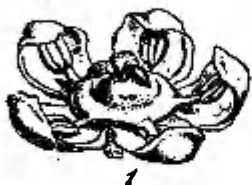


Рис. 313. Цвѣтокъ *Beta vulgaris* — свекловицы въ цѣломъ видѣ (1) и въ продольномъ разрѣзѣ (2) (по Baillon).

объяснить еще редукціей, и такую редукцію въ основномъ пятичленномъ кругѣ андроцея *Chenopodiaceae* мы иногда и встрѣчаемъ среди послѣдняго. Но неопредѣленное количество тычинокъ и при томъ большее, чѣмъ листиковъ околоцвѣтника, можно объяснить себѣ у простѣйшихъ однопокровныхъ лишь тѣмъ, что здѣсь, въ ихъ цвѣткахъ, не выработался еще законъ кратныхъ отношеній, что ясно и изъ того, что, какъ мы видѣли, вообще цвѣты низшихъ однопокровныхъ въ числовомъ отношеніи крайне непостоянны, и въ одномъ и томъ же иногда весьма естественномъ

семействѣ въ различныхъ частяхъ цвѣтка наблюдаются самыя разнообразныя числовыя отношенія. Припомнимъ хотя бы семейство *Salicaceae*, въ которомъ у болѣе древняго типа *Populus* (см. рис. 206, F, на стр. 198) много тычинокъ (неопредѣленное число), а у *Salix* (см. рис. 205, на стр. 197) преобладаютъ 2 тычинки, но встрѣчаются виды съ 3-мя, 5-ю и многими тычинками, причемъ послѣдній типъ, какъ доказываетъ это и палеонтологія, типъ болѣе древній. И такъ, у *Chenopodiaceae*, подобно другимъ однопокровнымъ, законъ кратныхъ отношеній въ строеніи цвѣтка выраженъ еще очень неясно, а у гвоздичныхъ (*Caryophyllaceae*) онъ выраженъ весьма ясно и опредѣленно; и гдѣ онъ на видъ нарушается (какъ, напримѣръ, у *Silene* трехчленная завязь, у *Dianthus* — двучленная), его можно доказать исторіей развитія цвѣтка, въ планѣ котораго, а часто

и на самомъ дѣлѣ, залагается все же 5 плодолистиковъ, но затѣмъ 2 или 3 плодолистика при дальнѣйшемъ развитіи атрофируются.

Не выраженъ въ цвѣткѣ *Chenopodiaceae* и законъ чередованія органовъ, безусловно строго проведенный въ цвѣткѣ гвоздичныхъ, ибо въ цвѣткѣ *Chenopodiaceae*, равно какъ и въ цвѣтахъ другихъ однопокровныхъ, если число тычинокъ соотвѣтствуетъ числу покроволистиковъ, то онѣ всегда противостоятъ имъ, а не чередуются съ ними; у гвоздичныхъ же основной планъ цвѣтка — это полное и вполне правильное чередованіе органовъ цвѣтка, наблюдаемая же уклоненія, обдиплостемонія или положеніе плодолистиковъ противъ внутренняго круга тычинокъ, являются слѣдствіемъ послѣдующихъ смѣщеній или атрофіи соотвѣствующихъ круговъ, что б. ч. можно точно доказать наблюденіями надъ послѣдовательнымъ заложеніемъ органовъ цвѣтовъ и ихъ постепеннымъ развитіемъ.

Родъ *Dianthus*, гвоздика — очень крупный. Онъ насчитываетъ въ себѣ до 230 видовъ, распространенныхъ главнымъ образомъ въ средиземноморской области земного шара, и принадлежитъ къ обширному семейству гвоздичныхъ *Caryophyllaceae*, заключающему 70 родовъ и 1450 видовъ, широко распространенныхъ по земному шару, свойственныхъ главнымъ образомъ Европѣ и Азіи, но встрѣчающихся обильно также въ Африкѣ, Америкѣ и Австраліи.

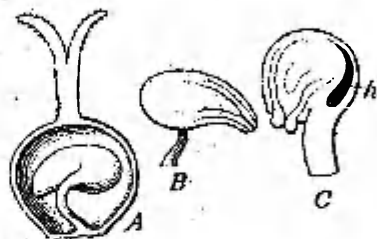
Итакъ, два крупныхъ семейства — *Chenopodiaceae*, съ 75 родами и 540 видами, и *Caryophyllaceae*, съ 70 родами и 1450 видами, оба широко распространенныя вездѣ по земному шару, оба представленныя главнымъ образомъ растеніями травянистыми, рѣдко древесными, оба свойственныя не столько лѣснымъ флорамъ, сколько флорамъ степнымъ, ксерофитнымъ (*Chenopodiaceae* — главнымъ образомъ внутреннимъ солончаковымъ полупустынямъ и пустынямъ всѣхъ пяти материковъ, а *Caryophyllaceae* — ксерофитнымъ формациямъ средиземноморской области Европы или степямъ Азіи, Америки, Африки и Австраліи), оба заключающія въ себѣ многочисленныя, но слабо разграниченныя виды и не мало родовъ б. и. м. полиморфныхъ, оба эти семейства, на первый взглядъ, по ихъ географическому распространенію и отсутствію остатковъ въ ископаемомъ состояніи, произ-

водящихъ впечатлѣніе растеній новѣйшей геологической эпохи, однако, настолько рѣзко отличаются по строенію своихъ цвѣтовъ, что, казалось, должны бы быть отнесены въ совершенно противоположныя группы естественной системы, и вамъ можетъ показаться страннымъ, почему я, какъ бы уклоняясь отъ принятаго до сихъ поръ порядка изложенія, въ сегодняшней лекціи заговорилъ сразу объ этихъ двухъ противоположныхъ типахъ цвѣтковыхъ растеній. Точно совмѣстное обитаніе на одной грядкѣ лебеды и гвоздики навело меня на мысль одновременно бесѣдовать сегодня и объ однопокровныхъ *Chenopodiaceae*, и о двупокровныхъ высокоразвитыхъ *Caryophyllaceae*.

Если мы обратимся къ стариннымъ авторамъ, къ де-Кандоллю, Бентаму, Гукеру и др., то мы увидимъ, что, дѣйствительно, эти авторы въ своихъ естественныхъ системахъ относили вышеупомянутыя два семейства въ различные подклассы двудольныхъ. А. П. де Кандолль относилъ *Chenopodiaceae* къ 4-му своему подклассу двудольныхъ, къ *Monochlamydeae*, и ставилъ ихъ рядомъ съ *Polygonaceae* или недалеко отъ *Urticaceae* и другихъ однопокровныхъ растеній, а *Caryophyllaceae* онъ относилъ къ подклассу 1-му, *Thalamiflorae*, и ставилъ рядомъ съ *Cistineae*, *Violarieae*, *Cruciferae*, *Hypericineae* и другими типичными двупокровными свободнопестными растеніями. Такого же приблизительно взгляда придерживались и другіе старинные авторы на эти два семейства, не находя между ними никакихъ родственныхъ отношеній и ставя ихъ въ противоположныхъ концахъ системы.

Иного взгляда придерживаются новѣйшіе авторы на эти два семейства и на цѣлый рядъ другихъ близко родственныхъ съ ними семействъ. Несмотря на рѣзкое различіе въ діаграммахъ цвѣтовъ этихъ двухъ семействъ, эти два семейства настолько оказываются близкими другъ къ другу и къ цѣлому ряду другихъ семействъ, что новѣйшіе систематики, Энглеръ, Вармингъ, Веттштейнъ и др., объединяють всѣ эти семейства въ одинъ естественный порядокъ — *Centrospermae* или *Curvembryae*. Главная особенность порядка этого, свойственная всѣмъ 10 семействамъ, входящимъ въ его составъ — это согнутыя сѣмяпочки (см. рис. 314, 303, D, на стр. 312) и б. ч. почковидныя сѣмена (см. рис. 315, O) съ

согнутымъ зародышемъ (см. рис. 315, *H*, 303, *G*), лежащимъ въ сѣмени вокругъ большею частью мучнистаго внѣшняго бѣлка (перисперма). Иногда, впрочемъ, периспермъ отсутствуетъ, а у гвоздики — *Dianthus*, въ видѣ исключенія, зародышъ въ сѣмени прямой. Въ ранѣе рассмотрѣнномъ порядкѣ — *Polygonales* согнутый или, точнѣе, изогнутый зародышъ, въ видѣ исключенія, встрѣчается, напримѣръ, у гречихи (*Fagopyrum* — см. рис. 297, на стр. 303), обыкновенно же у нихъ зародышъ прямой и также лежитъ среди мучнистаго бѣлка, но бѣлокъ *Polygonales* — эндоспермъ, здѣсь же — периспермъ. Сѣмяпочки у *Centrospermae* прикрѣпляются къ центральному или осевому въ большинствѣ случаевъ свободному сѣменосцу; ихъ можетъ быть или много на сѣменосцѣ, и тогда онѣ располагаются обыкновенно двойными вертикальными рядами по сѣменосцу, причѣмъ число рядовъ соотвѣтствуетъ числу плодолистиковъ, составляющихъ завязь (какъ мы видѣли у *Caryophyllaceae*, напримѣръ, — см. рис. 310, 311), или въ завязи можетъ быть одна



всего сѣмяпочка (см. рис. 303, *C*, *D*, 313, 2, 314, *A*, 315, *D*), и тогда она бываетъ основною, какъ у *Polygonales* или *Juglandales*. Цвѣты *Centrospermae* правильные, циклическіе, б. ч. съ верхней завязью (см. рис. 303, *C*, 304, *A*, 308, 310, 311), рѣже съ полунижней (см. рис. 313, 315, *C*, *D*), еще рѣже съ нижней завязью, и б. ч. съ пятичленными кругами (какъ мы видѣли у *Chenopodiaceae* и *Caryophyllaceae*). Впрочемъ, благодаря дальнѣйшимъ метаморфозамъ и атрофіямъ въ органахъ цвѣтка, встрѣчаются не такъ рѣдко и цвѣты четырехчленные (см. рис. 316, *B*, *E*), но никогда цвѣты *Centrospermae* нельзя свести къ типу цвѣтовъ однодольныхъ, къ трехчленному пятициклическому типу, какъ это мы видѣли у *Polygonales*, хотя пятерные цвѣты *Polygonales*, діаграмма которыхъ легко выводится изъ основной трехчленной діаграммы *Polygonales*, весьма похожи на пятичленные цвѣты многихъ *Centrospermae* (см., напримѣръ,

Рис. 314. Сѣмяпочки *Centrospermae*: *A* — завязь *Chenopodium Quinoa* Willd. въ продольномъ разрѣзѣ, чтобы показать сѣмяпочку, *B* — сѣмяпочка того же растенія въ продольномъ разрѣзѣ, *C* — сѣмяпочка *Portulaca* въ продольномъ разрѣзѣ (по Энглеру).

діаграмму на рис. 312, *B*, на стр. 318, и срав. ее съ діаграммой на рис. 300, *E*, на стр. 307). Наиболѣе развитой цвѣтокъ *Centrospermae*, какъ мы его видѣли у *Caryophyllaceae*, имѣетъ формулу $K_5 C_5 A_{5+5} G_5$ (см. діаграмму на рис. 312, *A*), но въ цвѣтахъ съ такой основной формулой могутъ происходить раз-



Рис. 315. Свекла — *Beta vulgaris* L.: *A* — верхняя часть растенія, *B* — цвѣты въ соцвѣтіяхъ, въ увеличенномъ видѣ, *C* — цвѣтокъ, *D* — цвѣтокъ въ продольномъ разрѣзѣ, *E* — соплодие въ увеличенномъ видѣ, *F* — плодъ, *G* — сѣмя, *H* — сѣмя въ продольномъ разрѣзѣ.

личныя явленія атрофіи, приводящія насъ въ концѣ концовъ къ формулѣ $K_5 A_5 G_2$, которую мы видѣли у *Chenopodiaceae* (см. діаграмму на рис. 312, *B*), и которая аналогична формулѣ многихъ *Urticales*, нѣкоторыхъ *Polygonales* и другихъ низшихъ порядковъ двудольныхъ растений. Среди *Centrospermae* эта послѣдняя формула встрѣчается не только среди *Chenopodiaceae*; мы наблюдаемъ ее у *Phytolaccaceae*, *Portulacaceae*, *Amarantaceae* и даже у нѣкоторыхъ упрощенныхъ *Caryophyllaceae* (см. рис. 316), причемъ во всѣхъ этихъ случаяхъ тычинки про-

тивостоять чашелистикамъ или листочкамъ околоцвѣтника. Однако, такая формула и діаграмма цвѣтка можетъ имѣть двойное происхожденіе. Или это будетъ основная діаграмма цвѣтка въ данномъ семействѣ, какъ, на примѣръ, у *Phytolaccaceae* и, вѣроятно, у *Amarantaceae* или *Chenopodiaceae*, аналогичная такимъ же діаграммамъ ранѣе разсмотрѣнныхъ низшихъ порядковъ двудольныхъ (*Fagales*, *Urticales* и др.), или, наоборотъ, формула $K_5 A_5 G_2$ можетъ быть результатомъ цѣлаго ряда явленій редукии или атрофіи (см. рис. 316), и тогда мы въ лицѣ той же формулы и діаграммы имѣемъ

цвѣты не первоначально-простые, а упростившіеся, редуцированные, не гомотламидные, а апопетаьные, какъ у нѣкоторыхъ представителей семейства *Caryophyllaceae*, на примѣръ, у такъ называемыхъ *Paronichiaceae* (см. рис. 316, E, F), безлепестныхъ гвоздичныхъ, прежними систематиками

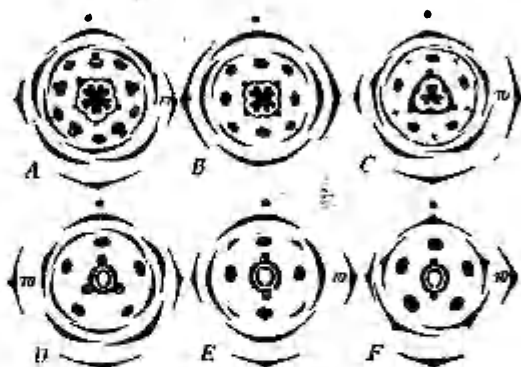


Рис. 316. Діаграммы *Caryophyllaceae*: A — *Agrostemma*, B — *Sagina*, C — *Stellaria*, D — *Corrigiola*, E — *Herniaria*, F — *Paronychia*; w — мѣсто отгвѣтвленія дихазія (по Эйхлеру).

выдѣлявшихся въ особое семейство и даже иногда относившихся къ подклассу однопокровныхъ, а не двупокровныхъ раздѣльнолепестныхъ двудольныхъ растений. Явленія редукии или атрофіи въ цвѣтахъ *Centrospermae* могутъ коснуться не только цѣлыхъ цикловъ цвѣтка — редукиа вѣнчика, цѣлаго круга тычинокъ и т. д., но и идти дальше и коснуться отдѣльныхъ членовъ еще сохранившагося круга. Такъ, на примѣръ, среди *Caryophyllaceae* мы не только встрѣчаемся, какъ это видѣли выше, съ редукией отдѣльныхъ плодолистиковъ въ основѣ пятичленного гинецея, такъ что гинецей получается трех- или двучленный, что представляетъ въ общемъ явленіе весьма обычное и понятное (отдѣльные члены гинецея часто атрофируются вслѣдствіе ограниченного количества мѣста внутри цвѣтка, и дабы лучше за то развивались оставшіеся плодолистики съ ихъ сѣмяпочками), но и съ силь-

ной редукціей въ кругахъ андроея, причемъ одинъ кругъ андроея совсѣмъ атрофируется, въ оставшемся же кругѣ андроея атрофируются отдѣльныя тычинки, до двухъ и даже до одной плодущей тычинки, при основной пятичленности самого цвѣтка, такъ что получается формула $K_5 A_2$ или G_2 ; но исторія развитія такого цвѣтка и сравнительная морфологія указываютъ намъ на происхожденіе его изъ цвѣтка формулы $K_5 C_5 A_{5+5} G_5$. Это ясно можно видѣть изъ сравненія слѣдующихъ, напримѣръ, диаграммъ *Caryophyllaceae* (см. рис. 317):

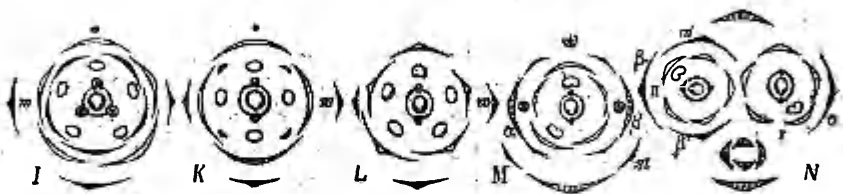


Рис. 317. Диаграммы *Caryophyllaceae*: I — *Corrigiola littoralis* L., K — *Herniaria ciliata* Babinet, L — *Paronychia* sp., M — *Anychia dichotoma* Michx., N — *Scleranthus biflorus* (Forst.) Hook.; w — вѣтвь дихазія, α , β — прицвѣтники (по Эйхлеру).

Явленія редукціи касаются и сѣмяпочекъ. У формъ наиболѣе развитыхъ находится одинъ центральный, у основанія своего не свободный сѣменосецъ, съ многочисленными сѣмяпочками (напримѣръ, у *Caryophyllaceae*), тогда какъ у формъ примитивныхъ (у *Chenopodiaceae*) или, наоборотъ, редуцированныхъ (у *Paronichaceae*) имѣется одна только, какъ мы видѣли выше, сѣмяпочка, занимающая центральное положеніе у основанія завязи (см. рис. 318). Соотвѣтственно этому различно и строеніе плода: у первыхъ плодъ — многосѣменная коробочка (см. рис. 310, 311), у вторыхъ — односѣменный орѣхъ (см. рис. 303, E, 315, E), подобно тому, какъ это мы видѣли у многихъ ранѣе разсмотрѣнныхъ порядковъ (*Juglandales*, *Eagales*, *Urticales*, *Polygonales*). Въ типѣ цвѣты *Centrospermae* двуполые; но у формъ, наиболѣе редуцированныхъ, и здѣсь встрѣчается еще нерѣдко однополый цвѣтокъ, приспособленный б. ч. къ вѣтровому опыленію.



Рис. 318. Продольный разрѣзъ цвѣтка *Salsola Soda* L. (изъ *Chenopodiaceae*).

Рядомъ съ явленіями атрофіи въ цвѣтахъ *Centrospermae* нерѣдки и явленія увеличенія органовъ даннаго круга путемъ расщепленія. Явленія расщепленія нерѣдки въ лепесткахъ многихъ гвоздичныхъ (*Dianthus* — рис. 308, 3, *Silene* — рис. 308, 1, *Lychnis* — рис. 308, 2, *Stellaria* — рис. 342, 6, *Cerastium* — рис. 307, 342, 4). Зачастую же въ особенности наблюдаются явленія расщепленія въ кругахъ андроея, такъ что получается во многихъ семействахъ не 5 и не 10 тычинокъ, а много тычинокъ, рядомъ съ близкими формами, обладающими 5-ю или 10-ю тычинками (см. рис. 319). Это особенно часто наблюдается въ семействахъ *Phytolaccaceae*, *Portulacaceae* и въ особенности въ семействѣ *Aizoaceae* (см. рис. 331, 332), гдѣ можно ясно наблюдать не только значительное обогащеніе андроея количествомъ тычинокъ вслѣдствіе расщепленія первоначально по плану полагающихся 10 тычинокъ, но и образованіе внутренняго цвѣточного покрова, вѣнчика, изъ тычинокъ, путемъ расщепленія послѣднихъ на части внутреннія, плодущія — тычинки собственно, и бесплодныя части, наружныя — лепестковидныя, при чемъ многократное расщепленіе это ведетъ къ образованію многочленного ярко-окрашеннаго вѣнчика и многочисленныхъ, въ неопредѣленномъ количествѣ собранныхъ тычинокъ (срав. фиг. 18 съ фиг. 19 на рис. 319 и см. рис. 331 и 332). Что при этомъ и многочисленные тычинки и многочисленные лепестки вѣнчика такихъ *Aizoaceae* (*Mesembryanthemum*) не первоначально залагаются въ неопредѣленномъ числѣ на оси цвѣтоложка, какъ это мы увидимъ въ слѣдующихъ порядкахъ отдѣла *Polycarpicae*, у *Anonales*, *Banales* (у *Magnoliaceae*, *Ranunculaceae* и др.), а изъ первоначальнаго двуциклическаго пятичленного андроея, путемъ повторнаго расщепленія тычинокъ, это доказывается какъ изученіемъ исторіи развитія соотвѣтствующихъ цвѣтовъ, такъ и сравнительно-морфологическими изслѣдованіями.

Всѣ эти разнообразныя явленія недоразвитія, атрофіи или редукціи цѣлыхъ круговъ или частей отдѣльныхъ круговъ цвѣтка *Centrospermae*, равно и явленія расщепленія или увеличенія органовъ или появленія новыхъ круговъ въ цвѣткахъ придаютъ цвѣтамъ *Centrospermae* большое разнообразіе, и изученныя нами въ началѣ сегодняшней лекціи діаграммы лебеды и гвоздики представляютъ лишь крайніе члены,

крайние этапы одного и того же основного явления, разнообразнаго, однако, въ своихъ окончательныхъ проявленіяхъ. Эти два крайнихъ типа — лебеды и гвоздики — связаны между собою цѣлою серією діаграммъ промежуточныхъ, пе-

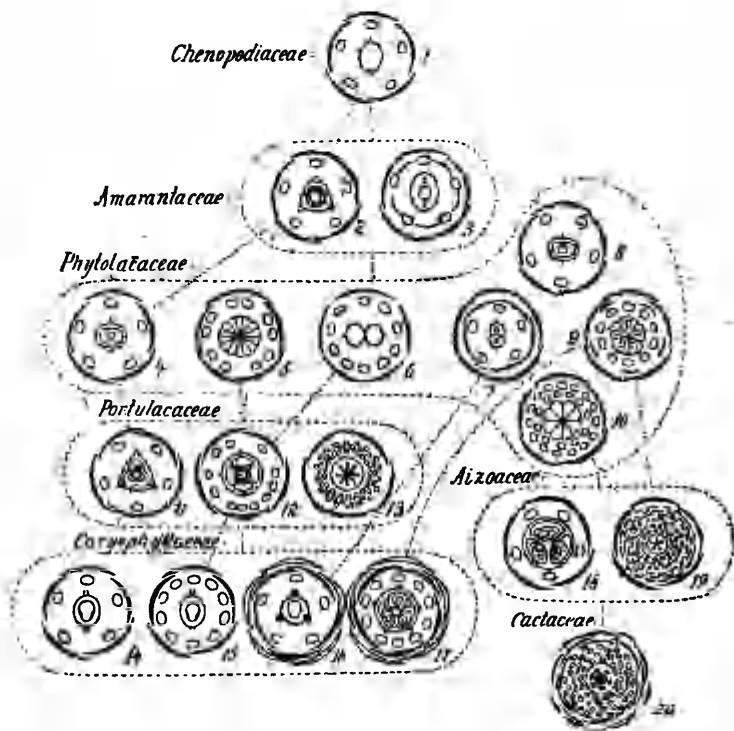


Рис. 319. Схематическое изображеніе діаграммъ цвѣтковъ *Centrospermae*, съ указаніемъ генетическихъ соотношеній семействъ. — Фиг. 1. *Chenopodium album*. — Фиг. 2. *Acnida cannabina*. — Фиг. 3. *Gomphrena globosa*. — Фиг. 4 и 8. *Microtea* sp. — Фиг. 5. *Phytolacca decandra*. — Фиг. 6. *Didymotheca*. — Фиг. 7. *Limeum*. — Фиг. 9. *Stegnosperma halimifolium*. — Фиг. 10. *Phytolacca dioica*. — Фиг. 11. *Calandrinia procumbens*. — Фиг. 12. *Portulaca oleracea*. — Фиг. 13. *P. grandiflora*. — Фиг. 14. *Paronychia* sp. — Фиг. 15. *Scleranthus annuus*. — Фиг. 16. *Corrigiola litoralis*. — Фиг. 17. *Viscaria vulgaris*. — Фиг. 18. *Sesuvium pentandrum*. — Фиг. 19. *Mesembryanthemum violaceum*. — Фиг. 20. *Opuntia* sp. — Фиг. 1, 2, 3, 11—20 заимствованы у Eichler, 4—10 — у Walter (по Веттштейну).

реходныхъ, какъ это видно, напримѣръ, на прилагаемой схемѣ, составленной Веттштейномъ (см. рис. 319); діаграммы эти уже при сравнительно-морфологическомъ изученіи безъ натяжки можно легко выводить одну изъ другой, а исторія развитія того или иного типа цвѣтка *Centrospermae* показы-

ваетъ, что сравнительно-морфологическія изысканія въ данномъ случаѣ находятъ себѣ подтвержденіе и объясненіе съ точки зрѣнія эмбриологической, съ точки зрѣнія исторіи развитія цвѣтовъ *Centrospermae*. Вмѣстѣ съ тѣмъ такія эмбриологическія и сравнительно-морфологическія изысканія ясно доказываютъ намъ, что какъ ни рѣзко на первый взглядъ отличаются другъ отъ друга *Chenopodiaceae* и *Caryophyllaceae*, они не только несомнѣнно не относятся къ разнымъ подклассамъ двудольныхъ растений, но дѣйствительно, какъ принимаютъ новѣйшіе систематики, составляютъ одинъ естественный, крайне обширный порядокъ, обнимающій собою нынѣ до 10 семействъ, связанныхъ настолько постепенными другъ съ другомъ переходами, что зачастую границы между отдѣльными семействами, благодаря присутствію переходныхъ типовъ, ступневаются, и намъ не только трудно охарактеризовать отдѣльныя семейства этого весьма естественнаго порядка, но мы иногда не знаемъ съ увѣренностью, куда отнести какой-нибудь переходный родъ, къ тому или иному семейству этого порядка.

Въ вегетативныхъ органахъ въ этомъ порядкѣ наблюдается много сходнаго; такъ, большинство его представителей — растенія травянистыя, рѣже кустарники или деревья; листья ихъ простые, б. ч. безъ прилистниковъ, чѣмъ они отличаются отъ предниствующихъ порядковъ *Polygonales* и *Urticales*. Въ анатомическомъ строеніи стеблей у *Centrospermae* наблюдаются особенности, отличающія ихъ отъ большинства двудольныхъ и сближающія до нѣкоторой степени съ однодольными; у *Chenopodiaceae*, *Amarantaceae*, *Nyctaginaceae* и др. иногда въ древесинѣ стеблей и корней образуются кольца, похожія на годичныя. кольца древесины двудольныхъ, но образующіяся иначе, именно, по типу нѣкоторыхъ однодольныхъ, напримѣръ, драценъ, такъ какъ первоначально заложенный въ сосудисто-волокнистыхъ пучкахъ камбій прекращаетъ свою дѣятельность, и въ основной ткани залагается вторичное камбіальное кольцо, образующее вновь элементы древесины и луба.

Къ порядку *Centrospermae* Энглеръ и нѣкоторые другіе систематики причисляютъ обыкновенно слѣдующія 10 семействъ: *Chenopodiaceae*, *Amarantaceae*, *Nyctaginaceae*, *Batiaceae*, *Cynocrambaceae*, *Phytolaccaceae*, *Aizoaceae*, *Portulacaceae*,

Basellaceae и *Caryophyllaceae*. Веттштейнъ причисляетъ сюда же еще семейство *Cactaceae* (см. рис. 319, 20, на стр. 328, и рис. 333), имѣющее нѣкоторое сходство съ семействомъ

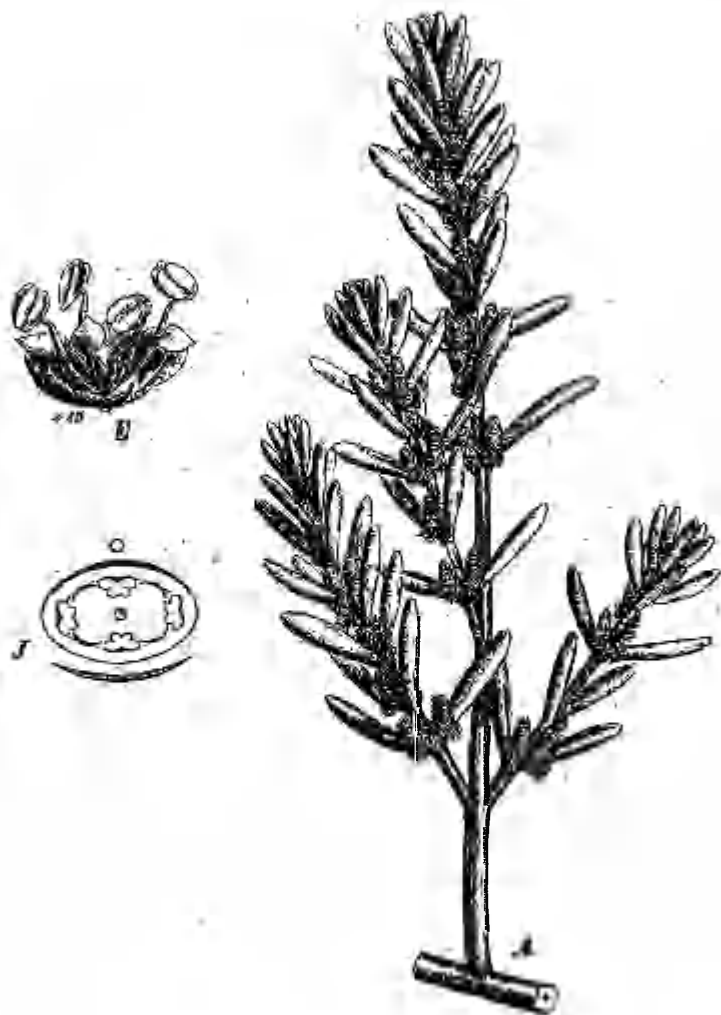


Рис. 320. *Basella maritima* L.: А — вѣтвь съ мужскими цвѣтами; Е — мужской цвѣтокъ; J — диаграмма мужского цвѣтка (по Даммеру).

Algoaceae и представляющее какъ бы дальнѣйшее развитіе этого типа, но я предпочитаю, вмѣстѣ съ Энглеромъ, выдѣлить семейство кактусовыхъ въ особый порядокъ *Opuntiales* и отнести ему совершенно иное мѣсто въ системѣ.

Поэтому *Cactaceae* мы пока разсматривать не будемъ. Съ другой стороны маленькое оригинальное семейство *Batidaceae*, состоящее всего изъ 1 рода и вида — *Batis maritima* L. (см. рис. 320), представляющаго небольшой кустарничекъ, произрастающій по морскому побережью тропической и субтропической Америки и Сандвичевыхъ острововъ, съ супротивными линейными или удлиненно-линейными мясистыми листьями и мелкими раздѣльнополыми двудомными цвѣтами, собранными колосками и весьма простого строенія, женскими голыми, а мужскими однопокровными, а м. б. тоже голыми, съ 4-мя всего тычинками (см. рис. 320, *E, J*), Энглеръ въ послѣднее время выдѣляетъ въ особый самостоятельный порядокъ *Batidales* и считаетъ, что порядокъ этотъ стоитъ совершенно обособленно въ системѣ; онъ теперь отводитъ ему мѣсто посреди порядковъ *Juglandales* и *Julaniales* и разсматриваетъ, слѣдовательно, какъ типъ весьма древній, не имѣющій непосредственныхъ филогенетическихъ отношеній къ другимъ первоначальнымъ типамъ покрытосѣменныхъ растений. Если мы, согласно новѣйшимъ воззрѣнїямъ Энглера, исключимъ и это семейство изъ порядка *Centrospermae*, то у насъ останется все же въ порядкѣ этомъ цѣлыхъ девять семействъ, въ крайнихъ типахъ своихъ весьма обособленныхъ, но все же, какъ уже сказано выше, очень тѣсно связанныхъ другъ съ другомъ формами переходными и несомнѣнно представляющихъ близкія родственныя другъ къ другу отношенія. Порядокъ *Centrospermae* Энглеръ подраздѣляетъ на 4 подпорядка или 4 болѣе тѣсныхъ группы: 1) *Chenopodiineae*, куда относятся семейства *Chenopodiaceae* и *Amarantaceae*, 2) *Portulacineae*, куда относятся семейства *Portulacaceae* и *Basellaceae*, 3) *Caryophyllineae*, куда относится одно лишь обширное семейство *Caryophyllaceae* и 4) подпорядокъ *Phytolaccineae*, куда относятся остальные 4 семейства съ семействомъ *Phytolaccaceae* во главѣ. Это послѣднее семейство съ филогенетической точки зрѣнія является не только центральнымъ, исходнымъ семействомъ для подпорядка *Phytolaccineae*, но и для всѣхъ *Centrospermae*, и, дабы понять исторію развитія различныхъ семействъ этого порядка и ихъ происхожденіе, намъ надо въ основѣ нашихъ разсужденій поставить именно семейство *Phytolaccaceae*.

Phytolaccaceae — небольшое тропическое семейство,

свойственное главнымъ образомъ Америкѣ и Африкѣ, распространенное также въ Азш и Австрали. Оно заключаетъ въ себѣ 23 рода въ 115 видахъ, представлено древесными породами, рѣже травами, съ цѣльными листьями и мелкими невзрачными цвѣточками, собранными въ кистевидныя или цимозныя соцвѣтія (см. рис. 321). Исходный планъ строе-



Рис. 321. *Phytolacca decandra* L. (по Baillon).

ня цвѣтка, выраженный у простѣйшихъ представителей этого семейства, тотъ же, который свойственъ *Chenopodiaceae*, а слѣдовательно, и *Urticales* или другимъ низшимъ порядкамъ; т. е. (см. рис. 322) — простой 5- или 4-листный околоцвѣтникъ, 5 или 4 противостоящія листьямъ околоцвѣтника тычинки и двучленный пестикъ, т. е. формула будетъ $P_5 A_5 G_2$ или $P_4 A_4 G_2$, а діаграмма показана на прилагаемомъ рисункѣ (см. рис. 322). Но рядомъ съ такими про-

стѣйшими цвѣтами, связующими *Phytolaccaceae* съ *Urticales*, мы въ этомъ семействѣ наблюдаемъ и другой болѣе полно развитой типъ цвѣтка (см. рис. 323), а именно, съ двумя кругами тычинокъ и двумя кругами гинецея, при чемъ въ этомъ случаѣ замѣчается законъ чередовающагося органовъ цвѣтка. Формула такого цвѣтка будетъ $P_n A_{n+n} G_{n+n}$, причемъ $n = 5$ или 4 , а діаграмма цвѣтка можетъ быть изображена такъ (см. рис. 323, ср. также рис. 319, 4 и 5, на стр. 328).



Рис. 322. Діаграмма *Phytolaccaceae* — простѣйшій типъ (*Microtea* sp.).

Отъ перваго типа цвѣтовъ *Phytolaccaceae* легко перейти къ діаграммѣ цвѣтовъ *Chenopodiaceae* и *Amarantaceae*, ибо ихъ діаграммы (см. рис. 324, А и В) идентичны съ діаграммой простѣйшихъ *Phytolaccaceae*, какъ показываютъ рисунки 322, 324 и 319.



Рис. 323. Діаграмма *Phytolaccaceae* — болѣе сложный типъ (*Phytolacca decandra*).

Chenopodiaceae — это галофитныя или приспособленныя къ жизни въ пустыняхъ всѣхъ пяти частей свѣта травы, рѣже кустарники или деревья (напримѣръ, саксаулъ — рис. 325). Обширное семейство это состоитъ изъ 75 родовъ и 540 видовъ. 35 родовъ изъ 75, т. е.

почти половина — монотипныхъ; среди *Phytolaccaceae* монотипныхъ родовъ 12 изъ 23, т. е. тоже половина родовъ. Но, очевидно, *Phytolaccaceae*, издавна живущія подъ тропиками, представляютъ типъ болѣе древній, который въ новѣйшія времена, во времена степныхъ эпохъ третичнаго періода сталъ постепенно вырабатываться въ галофитныя и пустынные *Chenopodiaceae*, причемъ въ каждой части свѣта, на материкахъ выработались б. ч. свои особые типы *Chenopodiaceae*.



Рис. 324. Діаграммы: А — *Chenopodiaceae* и В — *Amarantaceae*.

Бунге въ своей монографіи *Chenopodiaceae* считаетъ представителей этого семейства за формы новѣйшаго происхожденія, которыя постепенно вырабатывались въ высшіе типы, по мѣрѣ того, какъ обнажались изъ-подъ внутреннихъ морей материковъ все новыя и новыя большія площади солончаковыхъ пустынь и полупустынь. Такія солончаковыя

пустыни (см. рис. 326 и 327) имѣются нынѣ во всѣхъ странахъ земного шара, и каждая изъ нихъ имѣетъ свою собственную оригинальную солончаковую растительность, рѣзко отличающуюся видовымъ и отчасти родовымъ своимъ составомъ отъ остальныхъ солончаковыхъ пустынь; поэтому Бунге считаетъ, что *Chenopodiaceae* представляютъ въ каждой изъ такихъ пустынь аутохтонныя образования, возникшія



Рис. 325. Саксауль — *Haloxylon Ammodendron* Впге. въ пустыняхъ средней Азні.

лишь въ самое послѣднее время. Бунге различаетъ на земномъ шарѣ 10 отдѣльныхъ центровъ независимаго другъ отъ друга возникновенія *Chenopodiaceae* (см. карту на рис. 328), но при этомъ надо замѣтить, что пустыни Стараго свѣта настолько, однако, близки другъ къ другу, что ихъ солончаковыя флоры все же имѣютъ много общаго между собою и не столь рѣзко флористически отграничены другъ отъ друга, какъ, напримѣръ, пустыни Новаго свѣта отъ Стараго или австралійскія пустыни отъ африканскихъ и т. д.

Различаемые Бунге 10 центровъ развитія *Chenopodiaceae* слѣдующіе (см. карту на рис. 328): 1) пустыни Австраліи,

2) пампасы Южной Америки, 3) прерии Сѣверной Америки, 4) и 5) берега Средиземнаго моря, 6) пустыни южной Африки, 7) котловина Краснаго моря, 8) юго-западное побережье Каспия, 9) пустыни центральной Азiи, отъ восточнаго побережья Каспия и Персидскаго залива до Алтая, Тянь-Шана, Болурдага и западныхъ склоновъ Гималая и 10) солончаковые степи и пустыни восточной Азiи. Въ этихъ 10 мѣстностяхъ сосредоточены на



Рис. 326. Солончакъ близъ Сарепты на юго-востокъ Европейской Россiи. Солевые выпѣты образуютъ сплошной покровъ; на фонѣ его выдѣляются многочисленные экземпляры солероса — *Salicornia herbacea* L. (по фотографiи Б. А. Келлера).

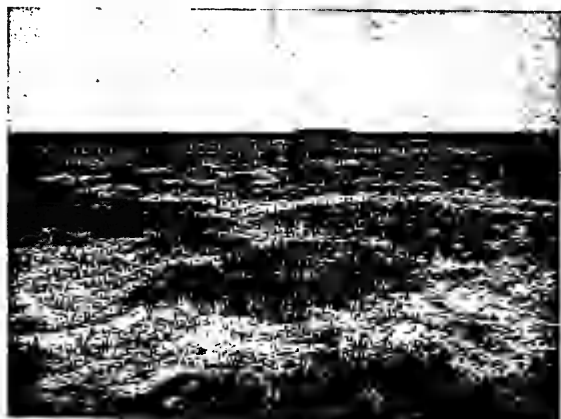


Рис. 327. Солончакъ близъ Сарепты, на юго-востокъ Европейской Россiи. Видны крупныя круговины *Halostemum strobilaceum* МВ.; солевые выпѣты пятнами (по фотографiи Б. А. Келлера).

земномъ шарѣ почти всѣ *Chenopodiaceae*; въ другихъ странахъ встрѣчаются лишь виды *Chenopodiaceae*, имѣющие сорный, рудеральный характеръ и объясненные своему широкому географическому распространению главнымъ образомъ дѣятельности человѣка. Нѣкоторые представители *Salicornieae* и *Arthrocnemum* имѣютъ также болѣе широкое географическое

распространение. Нѣкоторые представители *Salicornieae* и *Arthrocnemum* имѣютъ также болѣе широкое географическое

распространеніе по землѣ и могутъ быть разсматриваемы, по мнѣнію Бунге, какъ пережитки прежняго, нынѣ вымершаго типа *Chenopodiaceae*. Все семейство *Chenopodiaceae* подраздѣляется на двѣ м. б., однако, нѣсколько искусственныя группы: *Cyclolobeae* и *Spirolobeae*; у первыхъ зародышъ въ сѣмени согнутъ кольцомъ или полукольцомъ и окружаетъ собою бѣлокъ сѣмени (см. рис. 303, *F, G*, на стр. 312, и рис. 315, *H*, на стр. 324); у вторыхъ зародышъ свернуть спи-

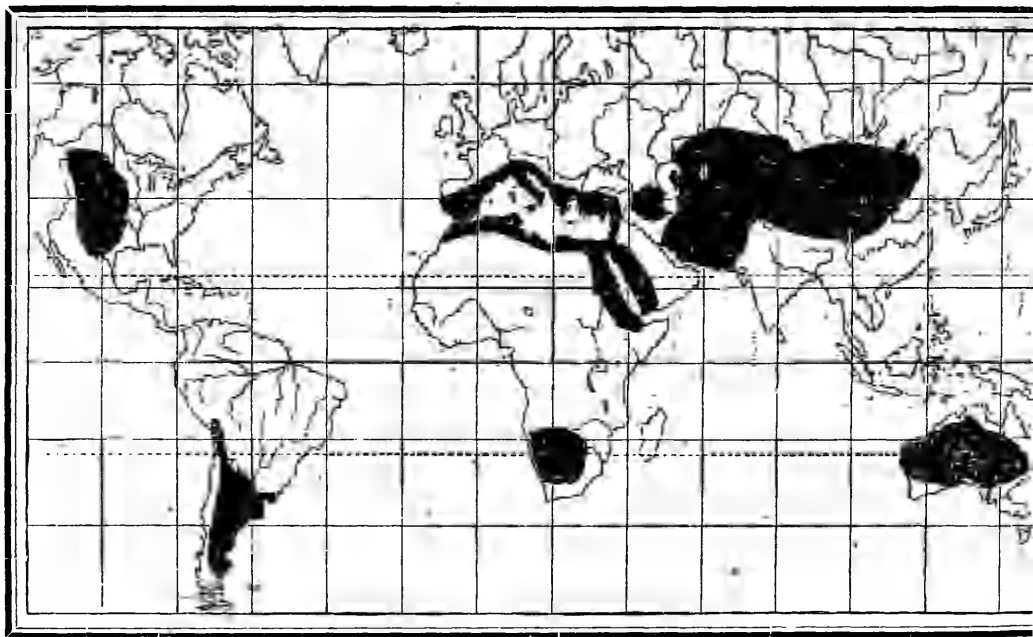


Рис. 328. Центры развитія *Chenopodiaceae* на земномъ шарѣ (по Ал. Бунге).

рально, и бѣлокъ сѣмени либо совершенно отсутствуетъ, либо раздѣленъ зародышемъ на двѣ отдѣльныя части. Любопытно, что *Cyclolobeae* преобладаютъ въ Америкѣ и Австраліи, а *Spirolobeae* въ другихъ частяхъ свѣта.

Среди *Chenopodiaceae* Бунге различаетъ типы болѣе древніе и филогенетически связанные съ ними типы болѣе новые. Идя отъ простѣйшихъ къ болѣе сложнымъ, отъ типовъ болѣе древнихъ къ болѣе молодымъ, Бунге распредѣляетъ *Chenopodiaceae* въ слѣдующій послѣдовательный рядъ: *Salicornieae*, *Corspermeae*, *Chenopodeae*, *Camphorosmeae*, *Atripliceae*, *Suaedeae*, *Sodeae* и, какъ высшій типъ *Chenopodia-*

сеae, рядъ этотъ заканчивается, по Бунге, *Anabaseae*. Волькенсъ даетъ нѣсколько иное подраздѣленіе семейства *Chenopodiaceae* и отказывается видѣть въ установленномъ Бунге рядѣ послѣдовательно совершенствующуюся организацію. Подтвердить или опровергнуть взгляды Бунге палеонтологическими данными, къ сожалѣнію, невозможно, ибо въ ископаемомъ состояніи семейство это почти не сохранилось. Въ эоценовыхъ отложеніяхъ найдены были остатки, описанные подъ особымъ родовымъ именемъ *Aularthrophyton* и отнесенные къ *Salicorniæ*; остатки эти представлены, однако, лишь листьями; цвѣты и плоды растенія этого отсутствуютъ, а потому опредѣленіе его крайне проблематично. Въ міоце-

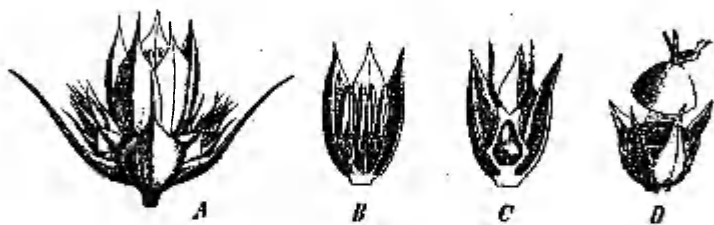


Рис. 329. *Amarantus caudatus*: A — часть соцветія, B — мужской цвѣтокъ въ продольномъ разрѣзѣ, C — женскій цвѣтокъ въ продольномъ разрѣзѣ, D — плодъ (по Baillon).

новыхъ отложеніяхъ Энингена и Шпицбергена найдены были плодущія чашечки какого-то *Chenopodiaceae*; Неег относитъ остатки эти къ роду *Salsola*, а Бунге причисляетъ ихъ къ роду *Kochia*. Вотъ почти все, что мы знаемъ относительно ископаемыхъ *Chenopodiaceae*.

Семейство *Amarantaceae* морфологически почти не отдѣлимо отъ *Chenopodiaceae* и низшихъ *Phytolaccaceae*; они больше отличаются отъ *Chenopodiaceae* внѣшнимъ видомъ и образомъ жизни, чѣмъ существенными морфологическими признаками въ строеніи цвѣтовъ, сѣмянъ и плодовъ (см. рис. 329). Семейство это также не маленькое, хотя менѣе расчлененное, чѣмъ *Chenopodiaceae*, состоитъ изъ 41 рода и до 450—500 видовъ, свойственно тропическимъ и субтропическимъ областямъ главнымъ образомъ Африки и Америки, отчасти Азии и Австраліи, и изрѣдка единично встрѣчается въ болѣе теплыхъ частяхъ Европы. Это б. ч. травы или кустарники, рѣже деревья, съ мелкими однопокровными, но б. ч. ярко окрашен-

ными цвѣтами, пятичленный околоцвѣтникъ которыхъ пленчатый, сухой (см. рис. 329, *B*, *C*, *D*); цвѣты окружены плен-



Рис. 330. *Mirabilis viscosa* Cavanilles: *A*—верхняя часть растения въ натуральную величину; *B* — основание перianта съ сильно выдающимися нервами (*n*); *C* — плодъ; *D* — плодъ въ продольномъ разрѣзѣ: *p* — периспермъ (по А. Heimerl).

чатыми, окрашенными, сухими прицвѣтниками, собраны въ цимозныя соцвѣтїя (см. рис. 329, *A*), которыя, въ свою очередь, образуютъ сложныя колосовидныя или головчатые со-

цвѣтія. Противъ листочковъ околоцвѣтника находятся пять тычинокъ (см. рис. 329, B), часто сросшихся у своего основанія въ короткую или длинную трубку, а въ промежуткахъ между ними находятся листовидные зубцы. Листья супротивные или попеременные, всегда цѣльные, безъ прилистниковъ. Растенія голыя или густо-войлочно-опушенные. Изъ 41 рода этого семейства монотипныхъ всего 15, т. е. около $\frac{1}{3}$, что какъ бы указываетъ на болѣе новое происхожденіе типа *Amarantaceae* изъ древнѣйшихъ *Phytolaccaceae*. Къ этому надо присоединить значительный полиморфизмъ нѣкоторыхъ родовъ *Amarantaceae*, связанный съ труднымъ разграниченіемъ ихъ видовъ. *Chenopodiaceae* и *Amarantaceae* — двѣ параллельныя вѣтви, происшедшія отъ простѣйшихъ *Phytolaccaceae*. Нѣкоторыя общія черты имѣются у *Amarantaceae* съ *Polygoninae* изъ семейства *Polygonaceae*, о чемъ я вамъ говорилъ уже на прошлой лекціи.

Второй типъ *Phytolaccaceae*, болѣе сложный, характеризующійся пятициклическими цвѣтами, по формулѣ $P_n A_{n+n} O_{n+n}$ (см. рис. 319, 5 и 323), далъ, по мнѣнію Пакса, 3 различныхъ вѣтви высшихъ *Centrospermae*. Одна изъ этихъ вѣтвей характеризуется атрофіей двухъ внутреннихъ круговъ цвѣтка — одного въ андроцеѣ, другого въ гинецеѣ. Такимъ образомъ получились трехциклическіе цвѣты, но у которыхъ члены цикловъ сидятъ не другъ противъ друга, какъ у *Chenopodiaceae* и *Amarantaceae*, а, наоборотъ, чередуются другъ съ другомъ (законъ чередованія органовъ). Такой типъ цвѣтка мы встрѣчаемъ у *Nyctaginaceae* и *Aizoaceae*, при чемъ *Aizoaceae* ушли дальше по пути эволюціи, чѣмъ *Nyctaginaceae*, ибо у нихъ наблюдаются явленія расщепленія въ среднемъ циклѣ цвѣтка (въ андроцеѣ, чередующемся съ околоцвѣтникомъ и гинецеемъ, какъ и у *Nyctaginaceae*), результатомъ чего въ крайнихъ типахъ цвѣтка *Aizoaceae* наблюдается большое количество тычинокъ и образованіе изъ наружныхъ тычинокъ ярко окрашеннаго многочленного вѣнчика (у *Mesembrianthemum*, напримѣръ; см. рис. 331, 332). У *Nyctaginaceae*, ближе морфологически стоящихъ къ *Phytolaccaceae*, околоцвѣтникъ простой, но окрашенный, вѣнчико-видный (см. рис. 330). *Nyctaginaceae* — это тропическія и субтропическія древесныя породы или травы, главнымъ образомъ распространенныя въ Америкѣ, свойственныя, однако, и

другимъ частямъ свѣта, напримѣръ, Африкѣ и Азін. Семейство это насчитываетъ 19 родовъ и 160 видовъ; около половины родовъ (9) монотипныхъ.

Aizoaceae — крупное семейство, главнымъ образомъ свойственное Африкѣ и Австраліи, встрѣчающееся также, однако, въ Азін, Америкѣ и заходящее въ Европу. Въ этомъ семействѣ насчитывается 18 родовъ и до 600 видовъ, изъ которыхъ монотипныхъ родовъ всего 4, или $\frac{1}{4}$ — $\frac{1}{5}$ часть

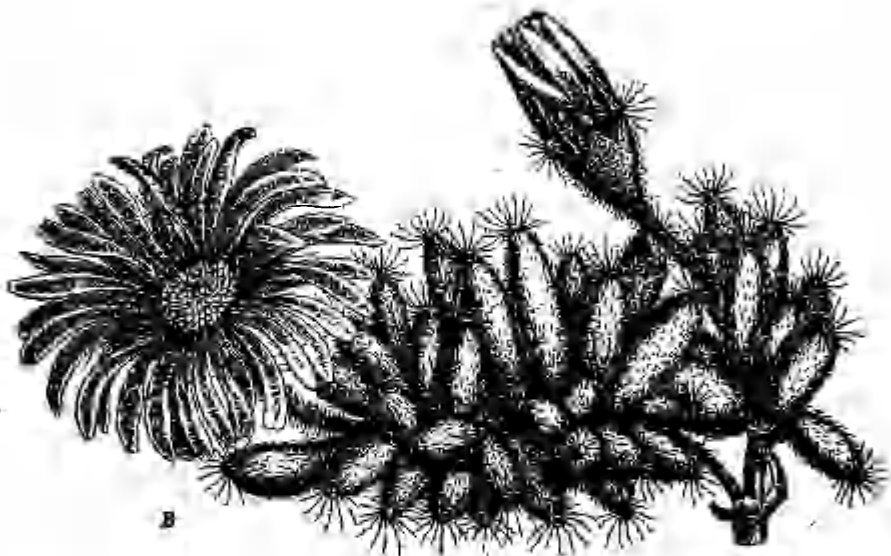


Рис. 331. *Mesembrianthemum densum* Нав. (по Паксу).

всѣхъ родовъ. Крупный родъ *Mesembrianthemum* (см. рис. 331 и 332)—до 400 видовъ, главнымъ образомъ сосредоточенъ въ южной Африкѣ; нѣкоторые же виды этого суккулентнаго рода, приспособленнаго къ своеобразнымъ климатическимъ и эдафическимъ условиямъ жизни южной Африки, заходятъ въ тропическую Африку, въ Новую Гвинею и до средиземноморской области южной Европы. *Aizoaceae*—б. ч. однолѣтнія или многолѣтнія травы, рѣже полукустарники, съ мясистыми суккулентными листьями или съ листьями нитевидными, безъ прилистниковъ или съ кожистыми прилистниками. Цвѣты очень часто крупные, ярко окрашенные (см. рис. 331 и 332). Плодолистиковъ отъ двухъ до многихъ (см. диаграммы на рис. 319, на стр. 328), въ неопредѣленномъ количествѣ, завязь

верхняя или нижняя, дву- или многогнѣздная. Плодъ—различно и сложно устроенная коробочка.



Рис. 332. *Mesembrianthemum truncatellum* Нав. (по Паксу).

Къ семейству *Aizoaceae*, по Шуману и Веттштейну, примыкаетъ филогенетически семейство *Cactaceae*, какту-



Рис. 333. Мексиканскій пейзажъ съ кактусами, юкками и агавами въ цвѣту.

совыхъ. Дѣйствительно, неопредѣленнымъ количествомъ тычинокъ и лепестковъ вѣнчика (см. діаграмму на рис. 319, на стр. 328), суккулентностью своихъ вегетативныхъ орга-

новъ, образомъ жизни въ тропическихъ пустыняхъ Америки (см. рис. 333) кактусы во многомъ напоминаютъ *Aizoaceae*. Энглеръ въ своихъ послѣднихъ сочиненіяхъ говоритъ, что онъ присоединяется къ воззрѣнію Шумана, что *Cactaceae* филогенетически связаны съ *Aizoaceae*, но продолжаетъ выдѣлять *Cactaceae* въ особый порядокъ — *Opuntiales*, и ставить его гораздо дальше въ системѣ, что, по моему мнѣнію,

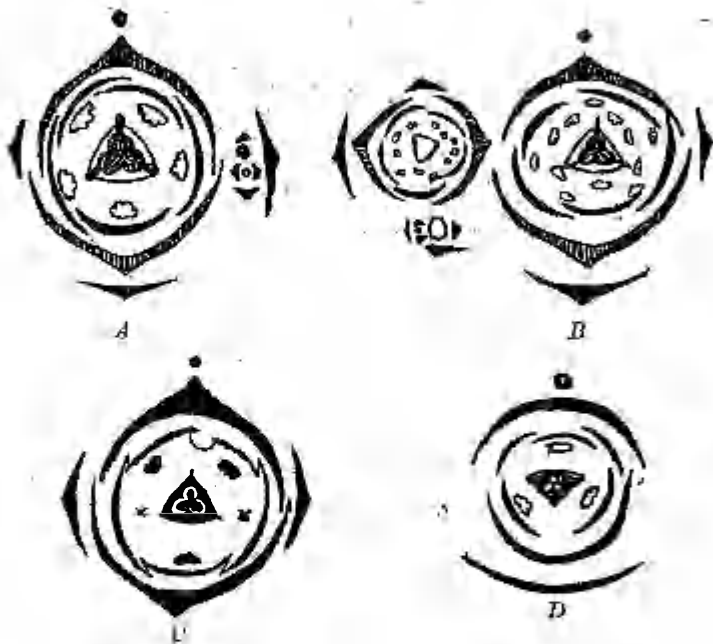


Рис. 334. Диаграммы цвѣтовъ *Portulacaceae*: A — *Calandrinia procumbens*, B — *Calandrinia Menziesii* (*C. speciosa*), C — *Montia fontana*, D — *Montia* sp. (по Вармингу).

вполнѣ правильно, ибо, во-первыхъ, многочисленныя тычинки и лепестки *Opuntiales* расположены на цвѣтоложѣ спирально, а у *Aizoaceae* циклически, и, во-вторыхъ, строение завязи *Opuntiales* нѣсколько иное, чѣмъ у *Aizoaceae* и вообще у *Centrospermae*.

Вторую вѣтвь *Centrospermae*, происшедшую отъ высшихъ *Phytolaccaceae*, представляетъ семейство *Portulacaceae*. Диаграмму цвѣтка *Portulacaceae* можно произвести отъ болѣе сложной диаграммы *Phytolaccaceae* слѣдующимъ образомъ (см. диаграмму на рис. 319, на стр. 328): внутренний кругъ гинецея здѣсь также атрофируется, какъ и у большинства

Nyctaginaceae и *Aizoaceae*, а изъ круговъ андроцея б. ч. атрофируется наружный кругъ, почему тычинки *Portulacaceae* располагаются въ этомъ случаѣ противъ листиковъ околоцвѣтника (см. рис. 334). Околоцвѣтникъ же этотъ дѣлается вѣнчиковиднымъ (какъ у *Nyctaginaceae*), а два верхнихъ прицвѣтника (α и β) приближаются къ цвѣтку и образуютъ такъ наз. чашечку (на самомъ дѣлѣ ложную) *Portulacaceae*. Въ результатъ получается, слѣдовательно, такая формула: $K_2 C_5 A_5$ (или $5+5$) G_5 (или $4-3$), а діаграмма ихъ будетъ такая (см. рис. 335). *Portulacaceae* — травы (см. рис. 336) или полуку-

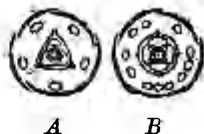


Рис. 335. Диаграммы цвѣтовъ *Portulacaceae*: А — *Calandrinia procumbens*; В — *Portulaca oleracea*.



Рис. 336. *Montia fontana* L. (по Паксу).

старники съ мясистыми листьями и чешуйчатыми прилистниками. Цвѣты б. ч. невзрачные, мелкіе, но околоцвѣтникъ, какъ сказано, вѣнчиковидный, скоро опадающій, остаются же два прицвѣтныхъ листа, играющихъ роль чашечки. Тычинокъ 5 или, вслѣдствіе атрофи, меньше (см. рис. 334, *C*, *D* и рис. 337), или $5+5$, или неопредѣленное количество, какъ у *Aizoaceae*, вслѣдствіе расщепленія (см. рис. 319, 12, 13, 334, *B*, 335, *B*). Гинецей 3—5-членный (см.

рис. 334, 335). Завязь нижняя, плодъ—коробочка. Это семейство включаетъ въ себѣ 17 родовъ и до 210 видовъ, распространенныхъ во всѣхъ пяти частяхъ свѣта, главнымъ же образомъ въ Америкѣ.

Изъ предыдущаго мы видимъ, что *Phytolaccaceae* и *Chenopodiaceae* имѣютъ еще покровъ простой, чашечковидный; у *Amarantaceae* простой покровъ чешуйчатый, сухой, но б. и. м. окрашенный, и кромѣ того имѣются листовидные зубцы въ кругѣ андроцея—какъ бы зачаточный вѣнчикъ.



Рис. 337. Раскрытый вѣнчикъ *Montia fontana* съ тремя тычинками (по Паксу).

У *Nyctaginaceae*, *Aizoaceae* и *Portulacaceae* начинается вѣнчиковидный покровъ, и начинается раздѣленіе покрова на два—на чашечку и вѣнчикъ, хотя это раздѣленіе далеко еще не соотвѣтствуетъ типичнымъ чашечкѣ и вѣнчику высшихъ цвѣтковыхъ растений. У *Aizoaceae* часть расщепленныхъ тычинокъ обращается въ лепестковидные стаминодіи, у *Portulacaceae*, наоборотъ, первичный покровъ дѣлается лепестковиднымъ и скоро опадающимъ, а роль чашечки исполняютъ два верхнихъ прицвѣтныхъ листка (см. діаграммы на рис. 334).

Впервые настоящіе двупокровные цвѣты, съ яснымъ раздѣленіемъ на чашечку и вѣнчикъ, мы находимъ въ послѣдней вѣтви *Centrospermae*, которую мы



Рис. 338. Диаграмма *Caryophyllaceae* (*Agrostemma*) съ обдиплостемоннымъ андроцеомъ и пятернымъ противолепестнымъ гинецеомъ.

также можемъ филогенетически произвести отъ высшихъ *Phytolaccaceae* (см. схему Веттштейна на рис. 319, на стр. 328), именно, у гвоздичныхъ, или *Caryophyllaceae*. Какъ и у высшихъ *Phytolaccaceae*, здѣсь два круга андроцея, но всего одинъ кругъ гинецея. Какъ мы уже видѣли въ началѣ сегодняшней лекціи, плодолистики гинецея могутъ быть либо противочашечными (см. рис. 341), либо противолепестными (см. рис. 338), и это зависитъ отъ того, который изъ круговъ, наружный или внутреннй, гинецея *Phytolaccaceae* атрофируется у *Caryophyllaceae*. Тычиночные круги претерпѣваютъ здѣсь обыкновенно смѣщеніе, въ результатъ чего является обдиплостемонный андроцей (см. рис. 338 и 341).

Первоначальный покровъ цвѣтка, какъ мы его видѣли у *Phytolaccaceae*, *Chenopodiaceae*, *Amarantaceae* и др., здѣсь окончательно фиксируется въ видѣ чашечки, а между чашечкой и наружнымъ кругомъ андроцея образуется новый органъ, *sui generis* — вѣнчикъ, лепестки котораго чередуются съ чашелистиками (см. рис. 338 и 341) и первымъ (по происхожденію, а не по положенію) кругомъ тычинокъ. Очень вѣроятно, что этотъ новый кругъ цвѣтка, вѣнчикъ, тычиночнаго происхожденія, что лепестки вѣнчика *Caryophyllaceae* — метаморфозированныя тычинки, возникшія между цвѣточнымъ покровомъ и двумя кругами плодущихъ тычинокъ. Благодаря приспособ-

собленію къ насѣкомоопыляемости, вѣнчикъ у *Caryophyllaceae* достигаетъ наиболѣе совершеннаго развитія и сложнаго устройства въ своихъ деталяхъ (см. рис. 308, на стр. 315 и рис. 340). Но этотъ новый органъ, здѣсь впервые появляющійся, филогенетически не успѣлъ еще прочно укрѣпиться. Это видно изъ того, что въ семействѣ *Caryophyllaceae*, наравнѣ съ высокоорганизованными двупокровными цвѣтами, состоящими изъ ясно выраженныхъ чашечки и вѣнчика, мы нерѣдко встрѣчаемъ растенія съ апопетальными цвѣтами (см. рис. 339), снова приспособившимися къ вѣтроопыляемости. Среди, напримѣръ, отдѣла *Paronychieae* семейства *Caryophyllaceae* мы снова возвращаемся къ тому же типу цвѣтка, который видѣли у порядка *Urticales* или у семействъ *Phytolaccaceae*, *Chenopodiaceae*, *Amarantaceae* изъ порядка *Centrospermae*, т. е. цвѣтокъ пятичленный трехциклическій, съ чашечковиднымъ покровомъ и противочашечными тычинками, расположенными однимъ кругомъ (см. рис. 339). Но у *Chenopodiaceae* явленіе это первичное, а у редуцированных *Caryophyllaceae*, у *Paronychieae* (см. рис. 343), это явленіе вторичное, результатъ атрофіи, подѣ влияніемъ возврата къ вѣтроопыляемости и вслѣдствіе еще значительной непрочности и неустойчивости новаго органа въ цвѣткѣ *Caryophyllaceae* — вѣнчика. Какъ онъ ни развитъ, какъ ни сложно устроенъ у высшихъ *Caryophyllaceae*, онъ еще, однако, не закрѣпился здѣсь окончательно, прочно, ибо это явленіе новѣйшее, вызванное сравнительно недавнимъ приспособленіемъ къ болѣе совершенной насѣкомоопыляемости. Изъ всѣхъ семействъ *Centrospermae*, *Caryophyllaceae*, очевидно, самаго новѣйшаго происхожденія, что видно и изъ числовыхъ данныхъ. *Caryophyllaceae* насчитываютъ въ себѣ 70 родовъ и до 1500 видовъ. Изъ 70 родовъ, только 20, т. е. менѣе трети, монотипныхъ. Три рода *Caryophyllaceae* весьма полиморфны, насчитывая въ себѣ огромное количество трудно разграничиваемыхъ видовъ; таковы роды: *Silene* съ 300 видами, *Dianthus* съ 230 видами и *Cerastium* съ 100 видами. Хотя *Caryophyllaceae* распространены по всему земному шару, но они имѣютъ нѣсколько опредѣленныхъ центровъ развитія (важнѣйшій въ средиземно-



Рис. 339. Диаграмма упрощенныхъ *Caryophyllaceae* (*Paronychia* sp.).

морской области), свидѣтельствующихъ о сравнительно недавнемъ происхожденіи этого семейства порядка *Centrospermae*.

Caryophyllaceae распространены по всему земному шару,



Рис. 340. Куколь — *Agrostemma Githago*: 1 — верхняя часть растенія, 2 — лепестокъ и три тычинки, 3 — пестикъ въ продольномъ разрѣзѣ, 4 — диаграмма цвѣтка.

имѣя нѣкоторыхъ представителей и въ арктической области, преобладая въ умеренныхъ зонахъ земного шара и черезъ тропики проникая до области антарктической. Въ этомъ семействѣ есть не мало космополитныхъ родовъ и даже видовъ, хотя широкое распространение многихъ изъ нихъ обязано новѣйшему вліянію человѣка; маленькія сѣмена большинства *Caryophyllaceae* хорошо приспособлены къ современному широкому распространенію растеній этихъ по землѣ при содѣйствіи человѣка. Изъ двухъ различаемыхъ Паксомъ подсемействъ этого семейства — *Alsinoideae*, устроенныя проще, имѣютъ и болѣе широкое географическое распространение по землѣ, тогда какъ подсемейство *Silenoideae*, во всякомъ случаѣ, совершенно отсутствуетъ въ Австраліи, если не считать нѣсколькихъ

видовъ этого подсемейства, занесенныхъ въ Австралію въ новѣйшія времена человѣкомъ.

Silenoideae главнымъ образомъ распространены въ сѣверной умеренной зонѣ (*Lychnis*, *Viscaria*) и имѣютъ основной центръ своего развитія въ средиземноморской области, гдѣ не только встрѣчается наибольшее количество видовъ этого подсемейства, но и эндемичные роды, какъ, напримѣръ, *Drypis*, *Velezia*. Многіе по происхожденію своему среди-

земноморскіе виды распространились, однако, въ историческую эпоху далеко за предѣлы своей первоначальной родины, въ качествѣ растений сорныхъ вмѣстѣ съ культурными растеніями человѣка, на примѣръ, *Agrostemma Githago* L. — куколь (см. рис. 340), или *Vaccaria segetalis* (Nesck.) Garcke. Это распространеніе сорныхъ растений при помощи человѣческихъ культуръ имѣетъ свое начало еще во времена доисторическія, какъ показываетъ находженіе сѣмянъ *Silene linicola* среди остатковъ человѣческой культуры каменнаго вѣка. Наиболѣе широкое географическое распространеніе имѣетъ родъ *Melandryum*, встрѣчающійся не только въ умѣренной зонѣ сѣвернаго полушарія, но и въ арктической области [*M. apetalum* (L.) Fenzl.], въ видѣ особой секціи — въ Андахъ Южной Америки и доходящій на югъ до Магелланова пролива [*M. magellanicum* (Desr.) Fenzl.]. Роды *Silene* и *Dianthus* обла-

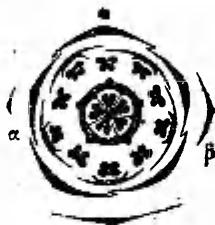


Рис. 341. Диаграмма цвѣтка *Lychnis viscaria* или *Viscaria viscosa*: а и б — прицвѣтники; при лепесткахъ нѣтъ видна коронка или paracorolla (по Вармингу).

даютъ также обширнымъ географическимъ распространеніемъ на землѣ. Хотя большинство ихъ видовъ сосредоточено въ средиземноморской области, но нѣкоторые виды рода *Silene* встрѣчаются въ Камерунѣ, Абессиніи и въ Мексикѣ, а родъ *Dianthus* довольно большимъ количествомъ видовъ представленъ также въ Капландѣ. Въ арктической области *Silenoideae* представлены не богато, нѣкоторыми видами родовъ *Viscaria* (см. рис. 341), *Lychnis*, *Silene*; гораздо богаче альпійскія высоты сѣвернаго полушарія представителями этого подсемейства, и здѣсь, въ альпахъ развились даже особые эндемичные роды, на примѣръ, *Petrocoptis* — 2 эндемичныхъ вида въ Пиренеяхъ, или *Heliosperma* — 5 видовъ въ Альпахъ Европы, съ преобладаніемъ въ восточныхъ Альпахъ и на сѣверѣ Балканскаго полуострова. *Heliosperma quadrifidum* (L.) Rchb. найденъ въ альпійской области Пиренеевъ, Юры, Италіи, вездѣ въ Альпахъ, Карпатахъ, Черногоріи. Родъ *Uebelinia* имѣетъ одинъ эндемичный видъ въ горахъ Абессиніи, другой — на Килиманджаро. Въ Америкѣ *Silenoideae* представлены, въ общемъ, гораздо бѣднѣе, чѣмъ въ странахъ Стараго свѣта.

Alsinoideae, которыя нѣкоторыми систематиками разсма-

триваются, какъ первоначальный типъ *Caryophyllaceae*, вслѣдствіе большей простоты строенія ихъ цвѣтовъ (раздѣльно-лиственная чашечка, менѣе рѣзко выраженныя приспособленія къ насѣкомоопыляемости, большая простота строенія вѣнчика, андроцея и гинецея — см. рис. 342, 4, 6) имѣютъ болѣе равномерное географическое распространеніе по земному шару. Среди нихъ встрѣчаются крупные космополитные роды, какъ, напримѣръ, *Stellaria* (рис. 342, 6) и *Cerastium* (рис. 342, 4); *Alsine*, *Arenaria*, *Corrigiola*, *Spergula* и *Tissa* имѣютъ также весьма обширные ареалы географическаго распространенія. Родъ *Sagina* распространенъ отъ сѣверной умѣренной полосы до Абессиніи и Мексики, а путемъ заноса культурами



Рис. 342. Цвѣты *Caryophyllaceae*: 4 — *Cerastium arvense*, 5 — *Herniaria glabra*, 6 — *Stellaria media* (по Beck).

человѣка попала нынѣ и въ Австралію, и въ Южную Америку; родъ *Holosteum* имѣетъ широкое распространеніе въ Сибири и въ Европѣ. Главный центръ

развитія *Alsinoideae*, такъ же какъ и *Silenoidae*, — средиземноморская область, гдѣ подсемейство это между прочимъ представлено слѣдующими монотипными или олиготипными родами: *Buffonia*, *Lepyrodiclis*, *Queria*, *Thurya*, *Telephium*, *Polycarpon*, *Ortegaia*, *Illecebrum*, *Habrosia*. Виды этихъ родовъ, такъ же какъ и нѣкоторыхъ средиземноморскихъ родовъ *Silenoidae*, изъ средиземной области проникаютъ въ степи Европы, а нѣкоторые виды средиземноморскихъ родовъ *Alsinoideae* встрѣчаются также въ аравійско-африканскихъ пустыняхъ, гдѣ находится второй центръ развитія *Alsinoideae*, точно такъ же характеризуемый присутствіемъ многихъ монотипныхъ или олиготипныхъ родовъ, напримѣръ, *Cometes*, *Gymnocarpus*, *Psyllothamnus*, *Pteranthus*, *Sclerocephalus*, *Sphaerocoma*, отлично приспособленныхъ, въ особенности устройствомъ своихъ плодовъ и сѣмянъ, къ жизни въ этихъ безводныхъ пустыняхъ и къ распространенію при помощи вѣтра или животныхъ. Роды *Lochia* и *Haqa* эндемичны для Сокотры. Въ Сѣверной Аме-

рикѣ *Alsinoideae* представлены также весьма богато, въ особенности типами *Paronychieae*. Наконецъ, четвертый географическій центръ *Alsinoideae* находится въ странахъ антарктическихъ, гдѣ имѣются особые эндемичные роды или подроды, напримѣръ, *Colobanthus*, *Microphytes*, *Русноphyllum*, *Scleranthus* §. *Mniarum*. Родъ *Pentacaena* свойственъ главнымъ образомъ антарктической области, но на сѣверъ распространяется до Калифорніи. *Drymaria* главнымъ образомъ распространена въ Южной Америкѣ. Особые эндемичные роды встрѣчаются на Сандвичевыхъ островахъ, въ Австраліи (гдѣ *Alsinoideae* представлены сравнительно значительнымъ количествомъ видовъ), на Канарскихъ островахъ.

Мы видѣли выше, что Паксъ дѣлитъ все семейство *Caryophyllaceae* на два подсемейства — *Silenoideae* и *Alsinoideae*, причисляя къ послѣднему и

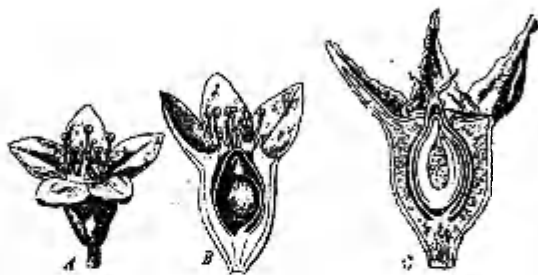


Рис. 343. *Scleranthus annuus*: А — цвѣтокъ ($\frac{4}{1}$), В — продольный разрѣзъ цвѣтка, С — продольный разрѣзъ плода (по Вармингу).

Paronichieae. Вармингъ подраздѣляетъ все это семейство на три подсемейства и говоритъ, что первоначальный типъ *Caryophyllaceae*, повидимому, представленъ *Alsineae*; отъ нихъ въ одну сторону отходятъ *Sileneae*, въ высшей степени приспособленныя къ опыленію при помощи насѣкомыхъ; въ другую сторону идутъ *Paronichieae*, съ различными ступенями редукціи ихъ цвѣтовъ (см. рис. 342, 5 и рис. 343).

Остальные два семейства порядка *Centrospermae*, вѣроятно, представляютъ незначительныя боковыя вѣтви разсмотрѣнныхъ главныхъ филогенетическихъ стволовъ порядка *Centrospermae*. Семейство *Basellaceae* распространено главнымъ образомъ въ Америкѣ и состоитъ изъ 5 родовъ и всего 15 видовъ, причемъ 4 рода монотипныхъ, филогенетически близкихъ къ семейству *Portulacaceae*. Семейство *Cynocrambaceae*, распространенное въ средиземноморской области и состоящее изъ одного всего рода и двухъ видовъ, наиболѣе родственно съ семействомъ *Amarantaceae*, связывая

его съ *Phytolaccaceae*. Очевидно, оба семейства — типы вымирающіе, осколки древнихъ, нѣкогда болѣе распространенныхъ и расчлененныхъ типовъ порядка *Centrospermae*.

Вышеизложенныя филогенетическія отношенія семействъ порядка *Centrospermae* мы можемъ, согласно Паксу, выразить въ слѣдующей схемѣ:

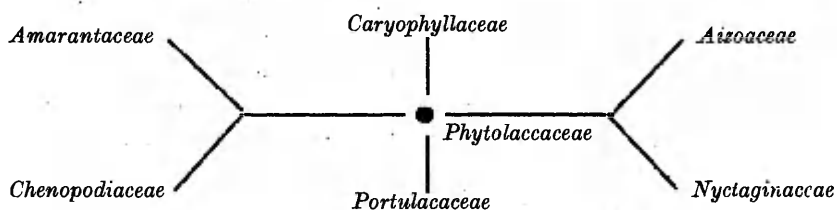


Рис. 344. Схема филогенетическихъ отношеній семействъ порядка *Centrospermae* (по Паксу).

Самъ же порядокъ *Centrospermae*, какъ явствуетъ изъ предыдущаго, филогенетически наиболѣе близокъ къ *Urticales* и въ своемъ послѣдовательномъ развитіи весьма постепенно ведетъ насъ отъ простѣйшихъ типовъ, вродѣ *Urticales*, къ сложнымъ двупокровнымъ раздѣльнолепестнымъ настоящимъ цвѣтковымъ растеніямъ, съ характерной пятичленной пятициклической діаграммой цвѣтка. Черезъ *Aizoaceae* мы имѣемъ филогенетическую связь *Centrospermae* съ *Opuntiales*, а по строенію завязи и расположенію сѣмяпочекъ отъ *Centrospermae* мы имѣемъ, какъ думаетъ Веттштейнъ, даже переходъ къ наиболѣе высшимъ типамъ двудольныхъ, къ сростнолепестнымъ двудольнымъ, именно, къ порядку *Plumbaginales*. Объ этихъ филогенетическихъ отношеніяхъ намъ придется говорить, однако, подробнѣе не скоро, а именно, въ той части нашего курса, которая будетъ посвящена сростнолепестнымъ двудольнымъ растеніямъ.

Лекція шестнадцатая.

Филогенетическая связь простѣйшихъ покрытосѣменныхъ растений (*Monochlamydeae*) съ голосѣменными и постепенная эволюція среди *Monochlamydeae*.

Если вы внимательно слѣдили за всѣми предшествующими лекціями, то хотя, я вполнѣ въ этомъ увѣренъ, цѣлый рядъ деталей, названій растений, отдѣльных примѣровъ морфологическаго строенія или географическаго распространенія въ нынѣшнюю геологическую эпоху или въ прежніе геологическіе періоды тѣхъ или иныхъ растительныхъ группъ у васъ въ памяти пока еще не сохранился, но результатомъ знакомства со всѣми этими неизбѣжными деталями, которыхъ можно было бы привести въ доказательство основной мысли, въ этихъ лекціяхъ проводимой, въ 10, въ 100 разъ больше, у васъ должно было несомнѣнно составиться то общее впечатлѣніе, что, чѣмъ далѣе знакомились мы послѣдовательно все съ новыми и новыми формами простѣйшихъ покрытосѣменныхъ растений, относимыхъ систематиками къ отдѣлу *Monochlamydeae*, тѣмъ восходили мы отъ типовъ простѣйшихъ къ типамъ все болѣе и болѣе сложно построеннымъ и совершеннымъ. Эта послѣдовательность въ усовершенствованіи и усложненіи организаціи простѣйшихъ типовъ покрытосѣменныхъ растений должна была вамъ броситься въ глаза, ибо, во-первыхъ, она красной нитью проходила черезъ всѣ мои лекціи и, во-вторыхъ, она сама

собою, безъ всякихъ съ моей стороны натяжекъ, логично вытекала изъ всей суммы разнообразныхъ фактовъ морфологическаго строенія, современнаго и прошлаго географическаго распространенія изучаемыхъ типовъ, съ которыми вы теперь познакомились. Излагая вамъ фактическую сторону вопроса, я старался быть возможно ближе именно къ этой фактической сторонѣ дѣла, не навязывая вамъ заранее никакихъ опредѣленныхъ гипотезъ или теорій. Эти гипотезы, эти обобщенія того фактическаго матеріала, съ которымъ вы теперь познакомились, должны вылиться въ умѣ cadaго изъ васъ сами собою, какъ логическое слѣдствіе изученнаго фактическаго матеріала, добытаго точными и неопровержимыми научными изысканіями. Оглядываясь теперь мысленно назадъ на всѣ главнѣйшіе изученные нами порядки *Monochlamydeae*, начиная съ *Verticillatae*, *Piperales*, *Salicales* и др. и кончая послѣдними болѣе совершенными типами — *Urticales*, *Polygonales* и *Centrospermae*, мы видимъ, что всѣ эти порядки, въ общемъ, представляютъ одинъ довольно непрерывный рядъ формъ цвѣтковыхъ растений, начинающихся съ типовъ, весьма просто устроенныхъ (въ смыслѣ устройства цвѣтка и соцвѣтія), существовавшихъ несомнѣнно съ самыхъ древнѣйшихъ временъ, когда только появились на земномъ шарѣ цвѣтковыя растения, и имѣющихъ характеръ современнаго географическаго распространенія, свойственный типамъ нынѣ вымирающимъ, и постепенно переходящихъ къ типамъ съ усложняющимся строеніемъ цвѣтка, съ постепеннымъ переходомъ отъ вѣтроопыляемости къ насѣкомоопыляемости, все съ болѣе и болѣе сложнымъ морфологическимъ расчлененіемъ, выражающимся, въ общемъ, въ болѣемъ количествѣ семействъ и родовъ даннаго порядка и болѣемъ количествѣ видовъ, его составляющихъ. Болѣе современная и болѣе сложная организація высшихъ порядковъ *Monochlamydeae* выразилась и въ болѣе сложномъ современномъ ихъ географическомъ распространеніи, въ приурочиваніи хотя бы отдѣльныхъ группъ этихъ порядковъ къ такимъ физико-географическимъ условіямъ существованія, которыя сами по себѣ появились лишь въ новѣйшія геологическія эпохи, наконецъ, въ отсутствіи неопровержимыхъ доказательствъ ихъ обильнаго существованія въ болѣе древніе геологическіе періоды.

Цвѣтковые покрытосѣменные растенія несомнѣнно произошли изъ архегоніатъ; это положеніе едва-ли можно въ настоящее время подвергать сомнѣнію. Изъ всѣхъ архегоніатъ къ покрытосѣменнымъ наиболѣе близки голосѣменные, и, слѣдовательно, типъ голосѣменныхъ (не нынѣ живущія, конечно, голосѣменные) былъ исходнымъ типомъ для покрытосѣменныхъ. Каковъ же основной типъ голосѣменныхъ, насколько онъ намъ извѣстенъ и по нынѣ живущимъ его представителямъ, и по многочисленнымъ ископаемымъ формамъ, извѣстнымъ съ самыхъ древнѣйшихъ временъ органической жизни на землѣ?

Всѣ безъ исключенія нынѣ живущія и прежде жившія ископаемыя голосѣменные есть и были растенія многолѣтнія, деревянистыя, болѣею частью именно деревья, древовидныя крупныя формы. Травянистыхъ растеній среди голосѣменныхъ мы не знаемъ. При этомъ голосѣменные представляютъ и представляли деревянистыя растенія съ открытыми проводящими пучками, но еще безъ сосудовъ; характерно для многихъ голосѣменныхъ присутствіе окаймленныхъ поръ въ древесныхъ волокнахъ.

Изученные нами послѣдовательно порядки *Monochlamydeae* — первые б. ч. тоже представлены по преимуществу деревьями или многолѣтними деревянистыми породами. *Verticillatae*, *Salicales*, *Myricales*, *Juglandales*, *Fagales* — все это порядки, представленные исключительно древесными растеніями. Среди *Piperales* и *Urticales* еще много древесныхъ растеній, но встрѣчаются и растенія травянистыя. *Polygonales*, по преимуществу, растенія травянистыя, хотя болѣе примитивные ихъ типы, напримѣръ, *Coccolobeae* (см. рис. 296, на стр. 299) — деревья или кустарники. *Centrospermae* почти исключительно травянистыя растенія, деревянистыхъ формъ среди нихъ очень мало; среди травянистыхъ формъ не только встрѣчаются травы многолѣтнія или полукустарники, но нѣдки уже и формы однолѣтнія. У нѣкоторыхъ низшихъ *Monochlamydeae* анатомическое строеніе древесины приближается къ таковому же строенію древесины голосѣменныхъ.

Второю особенностью голосѣменныхъ является раздѣльнополость ихъ органовъ размноженія и исключительное приспособленіе къ вѣтроопыляемости. Макро- и микроспоролистки голосѣ-

менныхъ никогда не сидятъ вмѣстѣ на оси ихъ побѣговъ, приуроченныхъ къ размноженію; мы имѣемъ у голосѣменныхъ всегда репродуктивные побѣги либо съ макроспоролистиками, несущими сѣмяпочки, либо съ микроспоролистиками, несущими микроспорангіи или пыльцевые мѣшочки, иначе говоря, полную раздѣльнополость. Не извѣстно ни одного ископаемаго или нынѣ живущаго голосѣменнаго, опыленіе котораго происходило бы при помощи насѣкомыхъ. Голосѣменные всѣ вѣтроопыляемы. Такимъ образомъ раздѣльнополость и вѣтроопыляемость есть основной признакъ голосѣменныхъ, и, если, дѣйствительно, покрытосѣменные произошли отъ голосѣменныхъ, то простѣйшія, первичныя формы ихъ должны имѣть тоже цвѣты раздѣльнополые и приспособленные къ вѣтровому опыленію, постепенно приобрѣтать слитнополость, столь характерную для огромнаго большинства покрытосѣменныхъ, и переходить отъ вѣтроопыляемости къ насѣкомоопыляемости.

И эта особенность весьма послѣдовательно сказывается въ томъ рядѣ порядковъ, которые мы рассмотрѣли до сихъ поръ. Цвѣты *Verticillatae*, *Salicales*, *Myricales*, *Juglandales*, *Fagales* раздѣльнополы и, за малыми исключеніями, вѣтроопыляемы. Переходъ отъ вѣтроопыляемости къ насѣкомоопыляемости мы наблюдаемъ линію у нѣкоторыхъ изъ этихъ порядковъ, напримѣръ, среди *Salicales* — *Populus* (см. рис. 209, на стр. 201) вѣтроопыляемъ, *Salix* (см. рис. 203, на стр. 196) б. ч. насѣкомоопыляемъ, частью же вѣтроопыляемъ; но приспособленіе ивъ (*Salix*) къ насѣкомоопыляемости крайне еще примитивно. Среди вѣтроопыляемыхъ *Fagales* мы имѣемъ примитивное приспособленіе къ насѣкомоопыляемости въ родѣ *Castanea* (см. рис. 250, на стр. 252). Всѣ перечисленные порядки имѣютъ цвѣты раздѣльнополые однодомные или двудомные, и только, въ видѣ исключенія, попадаютъ первые намеки на слитнополость цвѣтка (см., наприим., рис. 205, *D*, на стр. 197). Въ порядкѣ *Piperales* цвѣты обоеполые или раздѣльнополые, а въ порядкѣ *Urticales* встрѣчаются растенія и раздѣльнополыя, и слитнополыя; и полигамныя, когда на одномъ и томъ же растеніи образуются цвѣты и раздѣльнополые, и слитнополые. Почти всѣ *Urticales* еще вѣтроопыляемы, линію нѣкоторыя слабо приспособлены къ насѣкомоопыляемости. *Polygonales* имѣютъ по преимуществу

цвѣты слитнополые, но встрѣчаются еще и раздѣльнополые цвѣты. Они частью вѣтро-, частью насѣкомоопыляемы. *Centrospermae*



Рис. 345. Голые (ахламидные) цвѣты тополя — *Populus nigra* L.: А — женскій цвѣтокъ, В — мужской цвѣтокъ.

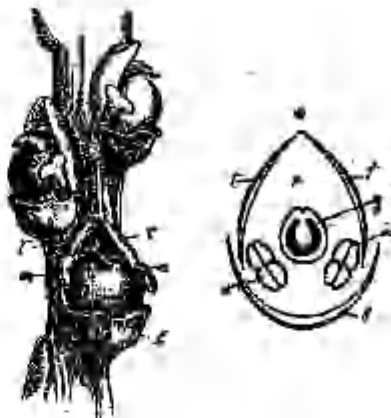


Рис. 346. Ахламидный (голый) цвѣтокъ *Piper nigrum* L. ($\frac{4}{1}$) и его діаграмма: g — пестикъ, a, a' — двѣ тычинки, b — кроющий листъ и t, t — двѣ складки початка, имѣющія видъ прицвѣтничковъ (по Baillon и Вармингу).

trosperrae уже почти всѣ, за немногими исключеніями (очевидно, явленіе атавизма), имѣютъ цвѣты слитнополые. У нихъ



Рис. 347. Голый женскій цвѣтокъ *Myrica Gale* L. въ продольномъ разрѣзѣ, съ кроющимъ листомъ и двумя прицвѣтниками (v) (по Энгелеру).

тоже наблюдается и вѣтроопыляемость, и насѣкомоопыляемость, причемъ высшіе типы *Centrospermae* выработали уже весьма сложныя приспособленія къ насѣкомоопыляемости. Мы видимъ и въ этомъ явленіи постепенный переходъ отъ типа голосѣменнаго къ типу настоящаго цвѣтковаго растенія, и при томъ порядки располагаются въ этомъ отношеніи въ той же, въ общемъ, послѣдовательности, какъ и относительно перехода отъ растеній деревянистыхъ къ травянистымъ.

Третья особенность голосѣменныхъ — отсутствіе у нихъ настоящаго цвѣтка. Хотя морфологи и спорятъ между собою, что такое соотвѣтствующія образованія голосѣменныхъ — цвѣты или соцвѣтія, но, съ моей точки зрѣнія, у голосѣменныхъ нѣтъ еще ни цвѣтовъ, ни со-

цвѣтій (см. раньше стр. 15—17). Въ простѣйшихъ случаяхъ органы размноженія голосѣменныхъ представляютъ метаморфозированный листостебельный побѣгъ, плодущую ось, на которой сидятъ либо макроспоролистки, либо микроспоролистки; въ болѣе сложныхъ случаяхъ у голосѣменныхъ мы имѣемъ метаморфозированный листостебельный побѣгъ, состоящий изъ бесплодныхъ листьевъ, въ пазухахъ которыхъ сидятъ редуцированные микро- или макроспоролистки.

Рис. 348. Сѣменная чешуя сосны (*Pinus silvestris*) съ двумя сѣмяпочками или макроспорангиями: *a* — сверху, *b* — снизу или снаружи.



У самыхъ простѣйшихъ цвѣтковыхъ, у *Salicales*, *Piperiales*, *Myricales* цвѣты голые (см. рис. 345, 346, 347); они состоятъ либо изъ тычинокъ, т. е. микро-споролистиковъ, сидящихъ въ пазухѣ бесплодныхъ листьевъ-чешуекъ, кроющихся листьевъ — *b*, либо изъ макроспоролистиковъ или плодolistиковъ,

сидящихъ въ пазухѣ кроющихъ листьевъ — *b*, либо изъ макроспоролистиковъ или плодolistиковъ,

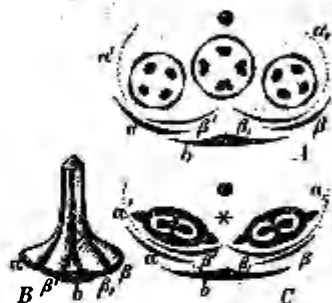


Рис. 349. Диаграммы дихазіевъ ольхи — *Alnus glutinosa*: *A* — мужского дихазія; *C* — женского дихазія; *B* — шишковая чешуя; *b* — кроющая чешуя, *a*, *β* — прицвѣтныя чешуи (по Эйхлеру).

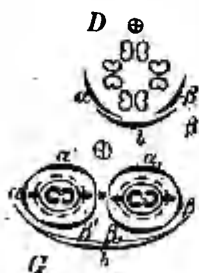


Рис. 350. *Corylus Avellana* L. — орѣшникъ: *D* — диаграмма мужского цвѣтка, *G* — диаграмма женского дихазія, *b* — кроющая чешуя, *a*, *β* — прицвѣтныя чешуи (по Эйхлеру).

сидящихъ въ пазухахъ такихъ же бесплодныхъ листьевъ, кроющихъ листьевъ — *b*. И тѣ, и другіе сидятъ на плодущемъ стержнѣ, какъ и у голосѣменныхъ. Но у низшихъ цвѣтковыхъ вскорѣ появляется сначала хотя бы и зачаточный и легко атрофирующійся вслѣдствіе этого цвѣточный покровъ. Онъ состоитъ изъ такихъ же чешуйчатыхъ органовъ, какъ и кроющие листья *b*, гомологичные сѣменнымъ чешуямъ голосѣменныхъ (см. рис. 348), и въ пазухахъ этихъ цвѣточныхъ покровныхъ чешуй сидятъ тогда тычинки или микроспоролистки. Такъ получается первичный раздѣльнополюй однопокровный цвѣтокъ низшихъ

Monochlamydeae, какъ мы его наблюдаемъ у *Verticillatae*, *Juglandales*, *Fagales*, *Urticales*. При этомъ очень часто бываетъ, что цвѣты одного пола лишены и этого примитивнаго покрова, а покровъ замѣняютъ ему кроющія и прицвѣтныя чешуи b , a , β и т. д., а другого пола цвѣты того же растенія имѣютъ простѣйшій первичный покровъ. Припомните хотя бы діаграмму ольхи (см. рис. 349), мужскіе цвѣты которой имѣютъ простой чешуевидный покровъ, а женскіе цвѣты голые, или, наоборотъ, орѣшника *Corylus* (см. рис. 350), у котораго женскій цвѣтокъ однопокровный, а мужской голый, окруженный лишь кроющей и прицвѣтными чешуями. То же самое наблюдаемъ мы нерѣдко и у *Urticales* (см. рис. 351). При этомъ во всѣхъ этихъ порядкахъ не установилось еще



Рис. 351. *A* — діаграмма мужского цвѣтка *Humulus* — хмѣля; *B* — діаграмма женскаго цвѣтка *Cannabis* — конопли: b — кроющій листъ, p — околоцвѣтникъ или перигонъ, f — завязь въ поперечномъ разрѣзѣ (по Вармингу).

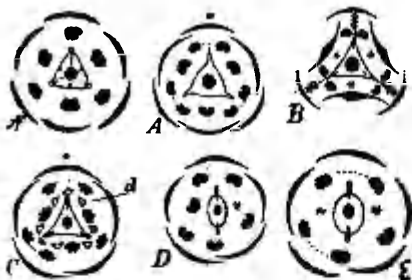


Рис. 352. Діаграммы цвѣтовъ *Polygonaceae*, показывающія постепенный переходъ отъ цвѣтка трехчленнаго къ цвѣтку пятичленному: *A'* — *Pterostegia*, *A* — *Rheum*, *B* — *Bumex*, *C* — *Fagopyrum*, *D* — *Polygonum lapathifolium*, *E* — *Polygonum amphibium*; d — медовики (по Эйхлеру).

ному типу (см. рис. 352), такъ же какъ въ семействѣ *Fagaceae* изъ порядка *Fagales*, гдѣ, въ общемъ, неопредѣленный покровъ; у *Centrospermae* цвѣты уже построены по пятерному типу (рѣже по четверному), а не по тройному, какъ у *Fagaceae* и *Polygonaceae*, а у высшихъ *Centrospermae* мы видѣли не только вполне фиксированный пятичленный цвѣточный покровъ, но и образованіе, путемъ соответствующаго

ни число листиковъ околоцвѣтника въ цвѣткѣ, ни число тычинокъ. Иногда тычинки въ одинаковомъ количествѣ, иногда ихъ больше или меньше. У *Polygonales* и *Centrospermae* мы уже имѣемъ не только болѣе развитой, но и вполне опредѣленный въ числовомъ отношеніи цвѣточный покровъ. У *Polygonales* и цвѣточный покровъ, и андрогиней построены по трой-

метаморфоза тычинокъ, характернаго второго цвѣточного покрова — вѣнчика и установлеше въ построении цвѣтка законовъ кратныхъ отношеній и чередованія органовъ (см. рис. 353). Этотъ крупный прогрессъ въ строении цвѣтка высшихъ типовъ *Centrospermae* идетъ рука объ руку съ весьма сложными приспособленіями къ перекрестному опыленію при помощи опредѣленныхъ насѣкомыхъ, и постепенное развитіе пятичленного пятициклическаго цвѣтка высшихъ *Centrospermae* изъ примитивнаго однопокровнаго

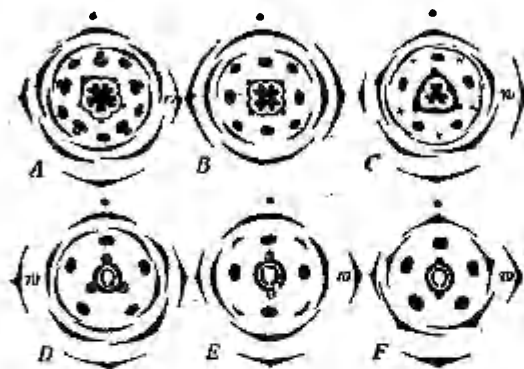


Рис. 353. Диаграммы цвѣтовъ *Caryophyllaceae*, показывающія постепенный переходъ отъ цвѣтка однопокровнаго трехциклическаго къ цвѣтку двухпокровному пятициклическому: А — *Agrostemma*, В — *Sagina*, С — *Stellaria*, D — *Corrigiola*, Е — *Herniaria*, F — *Paronichia* (по Эйхлеру).

цвѣтка, какъ онъ еще свойственъ *Fagales*, *Urticales* и *Polygonales*, можетъ быть съ очевидностью прослѣженъ среди цѣлаго ряда отдѣльныхъ представителей порядка *Centrospermae* (см. рис. 353).

Такимъ образомъ высшій типъ цвѣтка, какой свойственъ уже большинству остальныхъ цвѣтковыхъ растений, — пятици-

клическій съ опредѣленнымъ количествомъ членовъ въ каждомъ кругѣ и съ законами кратныхъ отношеній и чередованія органовъ появляется среди высшихъ *Centrospermae* совершенно постепенно, и при томъ ясно вырабатывается здѣсь же въ этомъ порядкѣ изъ такого простѣйшаго типа цвѣтка, который промежуточными формами черезъ *Fagales*, *Juglandales*, *Myricales*, *Salicales*, *Piperiales* можно въ концѣ концовъ связать съ макро- и микроспоролистиками, расположенными на плодущей метаморфозированной оси голосѣменныхъ растений.

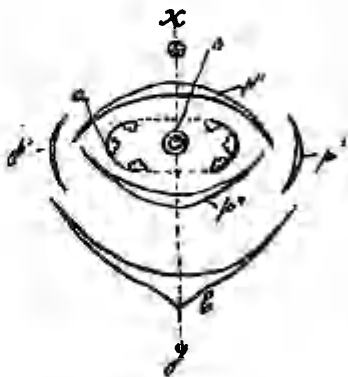
И въ этомъ отношеніи переходъ отъ типа органовъ размноженія голосѣменныхъ къ типичному цвѣтку покрытосѣменныхъ самый постепенный и, въ общемъ, все въ той же послѣдовательности, какъ и другія черты строенія рассматри-

ваемыхъ растений. Сначала цвѣты голые, потомъ одноп-
кровные неопредѣленнаго строенія и все еще раздѣльнополые,
потомъ появляется постепенно слитнополость и вытѣсняетъ
раздѣльнополость, а планъ строенія дѣлается опредѣленнѣе



Рис. 354. Мужской цвѣтокъ *Welwitschia mirabilis*. 1 — мужской цвѣтокъ съ отогнутымъ внутреннимъ листомъ околоцвѣтника: *a* — тычинки, *n* — интегументъ недоразвитой сѣмяпочки, *p'* — наружные листья околоцвѣтника, *p''* — внутренние листья околоцвѣтника; 2 — мужской цвѣтокъ въ пазухѣ кроющаго листа (*b*); 3 — мужской цвѣтокъ, но безъ кроющаго листа (по Hooker'у).

и опредѣленнѣе; и, наконецъ, въ лицѣ *Caryophyllaceae* дости-
гаемъ мы совершеннаго типа пятичленнаго пятициклическаго
цвѣтка съ раздѣленіемъ покрова
на чашечку и вѣнчикъ и съ за-
конами кратныхъ отношеній и
чередованія органовъ. Связь съ
примитивными аналогичными об-
разованиями голосѣменныхъ са-
мая послѣдовательная и очевид-
ная. А слабые намеки на появ-
ление цвѣточного покрова и за-
чаточную двуполость цвѣтовъ,
свойственную большинству по-



крытосѣменныхъ растений, при-
помнимте, мы видѣли и у высшихъ
голосѣменныхъ — въ классѣ *Gne-
tales* (см. рис. 354 и 355). Этотъ
классъ безусловно не можетъ счи-
таться классомъ родоначальнымъ
для современныхъ цвѣтковыхъ покрытосѣменныхъ растений,
ибо, какъ мы видѣли, онъ стоитъ совершенно особнякомъ
въ системѣ, но первые проблески простѣйшаго цвѣтка по-
крытосѣменныхъ мы въ немъ уже находимъ, какъ и среди
простѣйшихъ покрытосѣменныхъ мы находили такіе соцвѣтія
и цвѣты, которые сближаютъ ихъ съ метаморфозирован-

Рис. 355. Диаграмма мужского цвѣтка *Welwitschia*: *x y* — ме-
дианная плоскость, *b* — кроющій
листъ, *p', p'* — наружные листья
околоцвѣтника, *p'', p''* — внутрен-
ніе листья околоцвѣтника, *a* — ты-
чинки, *n* — зачаточная сѣмяпочка.

нымъ листостебельнымъ побѣгомъ, состѣющимъ изъ плодущей оси и собранія макро- и микроспоролистиковъ, свойственныхъ голосѣмнымъ и даже папоротникообразнымъ.

У голосѣмныхъ сѣмяпочка однопокровная, имѣетъ обыкновенно одинъ интегументъ; лишь у нѣкоторыхъ *Gnetales*, у этихъ высшихъ голосѣмныхъ, появляются двупокровныя сѣмяпочки, съ двумя интегументами; большинство изученныхъ порядковъ *Monochlamydeae* имѣютъ сѣмяпочки двупокровныя, съ двумя инте-

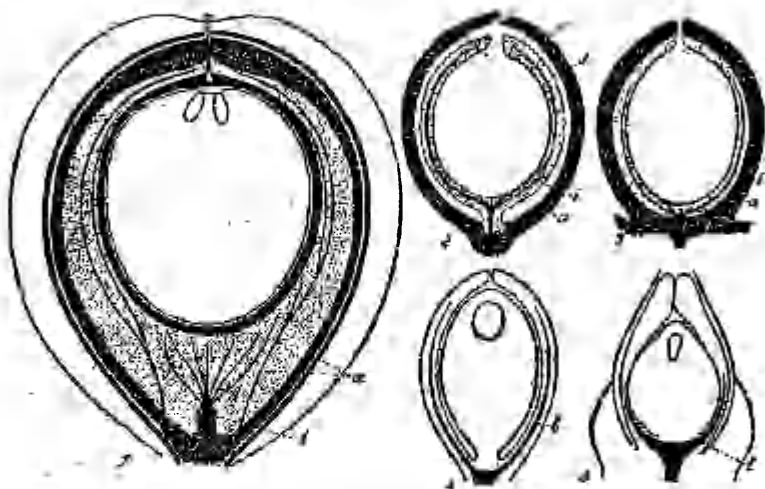


Рис. 356. Расхожденіе сосудистоволокнистыхъ пучковъ въ сѣмяпочкахъ *Cycadofilicinae*, *Gymnospermae* и *Angiospermae* (продол. разрѣзы): 1 — *Cycas circinalis*, *a*—наружный, *i*—внутренній сосудистый пучекъ; 2—*Lagenostoma*, схематизировано, *C*—cupula, *I*—integumentum; 3—*Cycas*, схематизировано; 4 — *Myrica Gale*; 5 — *Juglans regia*, *l*—сосудистый пучекъ. (Фиг. 1—3 заимствованы у Stöpes, 4 — у Kershaw, 5 — у Benson; по Веттштейну).

гументами, но у нѣкоторыхъ низшихъ *Monochlamydeae* еще встрѣчаются сѣмяпочки съ однимъ интегументомъ, какъ у голосѣмныхъ, напримѣръ, у *Betulaceae*, *Myricaceae*, *Juglandaceae*. Но особенно важно для установленія филогенетической близости низшихъ *Monochlamydeae* къ голосѣмнымъ — это присутствіе сосудистоволокнистыхъ пучковъ въ интегументахъ сѣмяпочекъ. Признакъ этотъ несомнѣнно примитивный. У ископаемыхъ *Pteridospermae* или *Cycadofilices*, т. е. папоротниковъ, приносившихъ сѣмена и жившихъ въ палеозойской эрѣ (см. рис. 2, на стр. 7, и рис. 3, на стр. 8), въ интегументѣ ихъ сѣмяпочки наблю-

дается хорошо развитой сосудистоволокнистый пучекъ (см. сѣмя *Lagenostoma* на рис. 356, фиг. 2, а также рис. 357, сѣмя *Lyginodendron Oldhamium*). Очень сложно развитые проводящіе пучки видимъ мы въ интегументѣ сѣмяпочки *Cycas* (см. рис. 356, фиг. 1 и 3). У *Myrica Gale* (см. рис. 356, фиг. 4) наблюдаются такіе же проводящіе пучки въ интегументѣ сѣмяпочки, развитые почти по типу *Cycas*'а, нѣсколько слабѣе, однако; еще слабѣе развиты эти пучки въ сѣмяпочкѣ *Juglans regia* (см. фиг. 5, на рис. 356), доходя лишь до половины интегумента, но все же они ясно замѣтны. Обнаружены въ настоящее время сосудистоволокнистые пучки въ интегументахъ сѣмяпочекъ *Casuarinaceae*, *Betulaceae*, *Fagaceae*, *Juglandaceae*, *Julaniaceae*, *Myricaceae*, у нѣкоторыхъ *Moraceae* и *Euphorbiaceae*. Но ни у *Polycarpicae* — у группы двудольныхъ цвѣт-



Рис. 358. Проросшее пыльцевое зернышко (микроспора) ели — *Riccia exselsa* (по Страсбургеру): *rh* — зачаточная ризидальная клѣтка; *p₁*, *rf* — вегетативныя клѣтки мужского заростка; *r* — генеративныя или сперматогенныя клѣтки; *P* — ядро клѣтки, вырастающей въ пыльцевую трубочку.



Рис. 357. Сѣмя птеридоспермовыхъ — *Lyginodendron Oldhamium* (*Lagenostoma*), по Oliver'y и Scott'y. Схематическій продольный разрѣзъ сѣмени, заключеннаго въ купулу, вдоль медіанной плоскости: *B* — балдахинъ, *C* — купула или плюска, *Ck* — центральный столбчикъ пыльцевой камеры, *G* — сосудистоволокнистые пучки, *Pk* — пыльцевая камера, *M* — ея устье. Твердая сѣменная кожура нарисована черной; мягкая внутренняя ткань обозначена косою шрафировкой; халазовая подушечка обозначена шрафировкой крестъ на крестъ; купула и ножка сѣмени обозначены пунктиромъ, а сосудистые пучки оставлены бѣлыми.

ковыхъ, которая нѣкоторыми систематиками, какъ мы вскорѣ увидимъ, принимается за исходный первичный типъ всѣхъ цвѣтковыхъ

растеній, ни у другихъ высшихъ двудольныхъ сосудистоволокнистыхъ пучковъ въ интегументахъ сѣмяпочекъ не наблюдалось.

Голосѣменные принадлежатъ къ архегоніатамъ; они составляютъ высшую ступень этого отдѣла растительнаго царства; одинъ изъ основныхъ признаковъ архегоніатъ —

ясно выраженное чередованіе поколѣній; но, по мѣрѣ того, какъ мы восходимъ все выше и выше среди архегоніатъ, половое поколѣніе ихъ все упрощается, гаметофитъ

постепенно редуцируется, и все развитие ихъ сосредоточивается на спорофитѣ, на безполомъ поколѣнии. Но у самыхъ высшихъ голосѣменныхъ половое поколѣние, гаметофитъ, хотя и крайне редуцированный, все же еще проявляетъ нѣкоторую

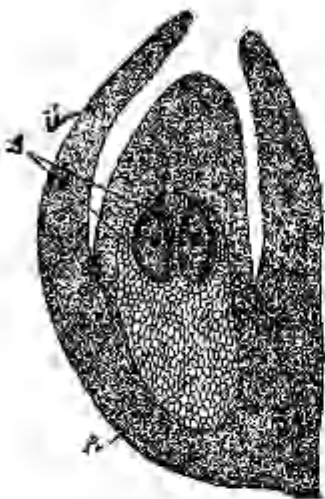


Рис. 359. Продольный разрѣзъ сѣмяпочки голосѣменнаго (ели): *Pr* — бѣлокъ или эндоспермъ, гомологъ женскаго предостка; *A* — архегоніи или корпскулы; *и* — интегументъ или покровъ сѣмяпочки (по Страсбургеру).

самостоятельность; это выражается въ слабомъ развитіи мужского заростка въ микроспорѣ (пыльцѣ) голосѣменныхъ (см. рис. 358), въ развитіи редуцированного женскаго заростка въ макроспорѣ, т. е. въ образованіи эндосперма въ зародышевомъ мѣшкѣ голосѣменныхъ еще до оплодотворенія (см. рис. 359), и въ образованіи женскихъ половыхъ органовъ — корпскулъ (см. рис. 360), гомологичныхъ редуцированнымъ архегоніямъ. У покрытосѣменныхъ чередованія поколѣній нѣтъ, мужской заростокъ въ пыльцѣ совершенно не образуется, нѣтъ корпскулъ, эндоспермъ образуется послѣ оплодотворенія, однимъ словомъ, и мужской и, женскій гаметофиты окончательно редуцированы. И тѣмъ не менѣе у самыхъ низшихъ *Monochlamydeae*, у *Casuarinaceae*, *Piperaceae*, *Fagaceae* и др. мы видѣли, какъ это вы легко припомните, цѣлый рядъ явленій при развитіи зародышеваго мѣшка, при процессахъ оплодотворенія и т. д., которыя напоминаютъ намъ хотя бы, такъ сказать, въ скомканомъ видѣ то, что болѣе отчетливо и ясно происходитъ у архегоніатъ, у голосѣменныхъ и даже папоротникообразныхъ; но эти явленія мы наблюдали лишь у низшихъ *Monochlamydeae*, а болѣе высокоорганизованные ихъ типы уже лишились окончательно и этихъ первобытныхъ признаковъ архегоніатъ, и явленія,

самостоятельность; это выражается въ слабомъ развитіи мужского заростка въ микроспорѣ (пыльцѣ) голосѣменныхъ (см. рис. 358), въ развитіи редуцированного женскаго заростка въ макроспорѣ, т. е. въ образованіи эндосперма въ зародышевомъ мѣшкѣ голосѣменныхъ еще до оплодотворенія (см. рис. 359), и въ образованіи женскихъ половыхъ органовъ — корпскулъ (см. рис. 360), гомологичныхъ редуцированнымъ архегоніямъ. У покрытосѣменныхъ чередованія поколѣній нѣтъ, мужской заростокъ въ пыльцѣ совершенно не образуется, нѣтъ корпскулъ, эндоспермъ образуется послѣ оплодотворенія, однимъ словомъ, и мужской и, женскій гаметофиты окончательно редуцированы. И тѣмъ



Рис. 360. Верхняя часть эндосперма ели, съ двумя корпскулами или архегоніями: *o* — яйцеклѣтка, *bc* — брюшная канальцевая клѣтка, *hw* — стѣнка шейки архегоніи (по Страсбургеру).

разыгрывающіяся при развитіи ихъ пыльцы и зародышеваго мѣшка, протекають тѣмъ же путемъ, какъ и у всѣхъ остальныхъ высшихъ цвѣтковыхъ растеній. Я не буду повторять вамъ сегодня эти особенности строенія зародышевыхъ мѣшковъ низшихъ *Monochlamydeae*, такъ какъ, надѣюсь, вы легко возобновите ихъ себѣ въ памяти, разъ я вамъ объ этомъ напомнилъ. Но на одномъ явленіи, сближающемъ изученныя нами *Monochlamydeae* съ голосѣменными и вообще съ архегоніатами, я останавлиюсь сегодня немного подольше — это на эндотропномъ ростѣ пыльцевой трубочки.

Такъ какъ у голосѣменныхъ гаметофитъ еще не окончательно редуцировался, то у нихъ обыкновенно проходитъ довольно много времени со дня опыленія сѣмяпочки и до дня ея оплодотворенія; это указываетъ на то, что пыльца и пыльцевая трубочка голосѣменныхъ и зародышевый мѣшокъ ихъ еще не окончательно утѣрили свою самостоятельность, какъ особую генерацию. При этомъ пыльцевая трубочка у нихъ обладаетъ эндотропнымъ ростомъ. У простѣйшихъ *Monochlamydeae* наблюдается также б. и. м. долгій срокъ между опыленіемъ и оплодотвореніемъ, тогда какъ у большинства высшихъ цвѣтковыхъ вслѣдъ за опыленіемъ обыкновенно быстро слѣдуетъ и оплодотвореніе. Въ связи съ болѣе продолжительнымъ срокомъ между опыленіемъ и оплодотвореніемъ у такихъ низшихъ покрытосѣменныхъ замѣчается, что часто сѣмяпочка ко времени опыленія еще не совсѣмъ готова, и яйцевой аппаратъ ея развивается окончательно лишь послѣ опыленія; а пыльцевая трубочка растетъ у нихъ эндотропно и очень долго пробирается сквозь разныя ткани, пока не достигнетъ яйцевого аппарата, который, наконецъ, къ этому времени окончательно формируется (послѣ опыленія). Это явленіе замѣчается у нѣкоторыхъ низшихъ *Monochlamydeae*, свидѣтельствуя о ихъ филогенетической близости къ архегоніатамъ, и обыкновенно не наблюдается ни у *Polycarpicae*, ни у высшихъ цвѣтковыхъ (за малыми исключеніями).

У низкостоящихъ голосѣменныхъ, у *Cycadales* и *Ginkgoales*, въ пыльцевой трубочкѣ образуются еще настоящіе живчики или сперматозоиды (см. рис. 88, на стр. 78), аналогичные таковымъ же сперматозоидамъ папоротникообразныхъ.

Сама пыльцевая трубочка этихъ примитивныхъ голосѣменныхъ гомологична вегетативной конечной клѣточкѣ зачаточнаго мужского заростка разноспоровыхъ папоротникообразныхъ, но развивается она не очень сильно, а самое главное, что эта пыльцевая трубочка, какъ видно на фиг. 1, рис. 361 (*Cycas*), врастаетъ при этомъ въ ткань nucellus'a сѣмяпочки и служить какъ бы органомъ прикрѣпленія, своего рода

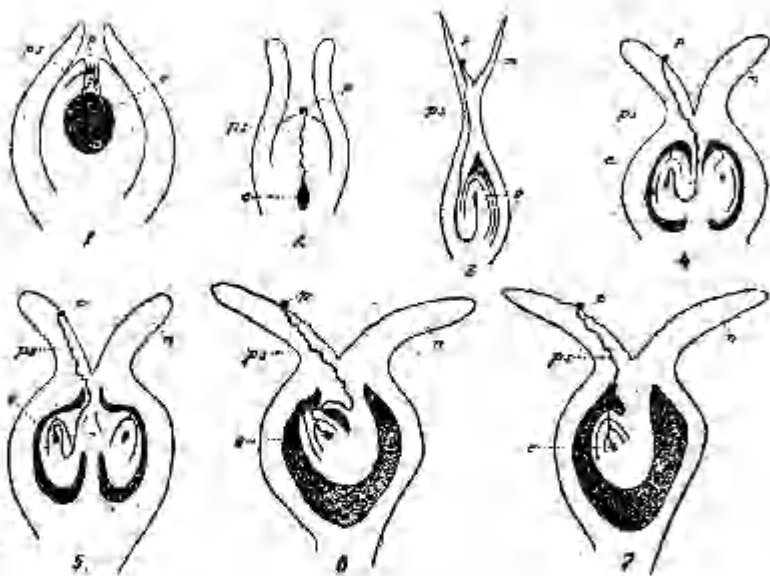


Рис. 361. Схема развитія и роста пыльцевой трубочки у голосѣменныхъ и у скрытосѣменныхъ: *p* — пыльцевое зернышко, *ps* — пыльцевая трубочка, *e* — эндоспермъ и зародышевый мѣшокъ, *n* — рыльце. 1 — *Cycas*, 2 — *Taxus*, 3 — *Casuarina*, 4 — *Alnus*, 5 — *Betula*, 6 — *Ulmus*, 7 — типичный случай порогамъ; отчасти заимств. у Навашина (по Ветштейну).

корневымъ волоскомъ мужского заростка, пока въ немъ вырабатываются сперматозоиды, которые затѣмъ оплодотворяютъ яйцеклѣтку корpusкулы зародышеваго мѣшка. Между опыленіемъ и оплодотвореніемъ, конечно, проходитъ при этомъ немало времени. Разъ у *Cycadales* и *Ginkgoales* пыльцевая трубочка приобрѣла способность вѣдранья въ ткань nucellus'a сѣмяпочки, хотя бы на первый разъ только въ видѣ органа прикрѣпленія, эта способность могла за ней укрѣпиться и усилиться, и мы видимъ, что у высшихъ голосѣменныхъ, не образующихъ уже сперматозоидовъ, пыльцевая трубочка долго растетъ сквозь ткань nucellus'a, дорас-

таетъ, наконецъ, до зародышеваго мѣшка и архегонія и проводить такимъ образомъ генеративныя ядра до яйцеклѣтки архегоніи (см., наприм., у *Taxus*'а на фиг. 2, рис. 361).

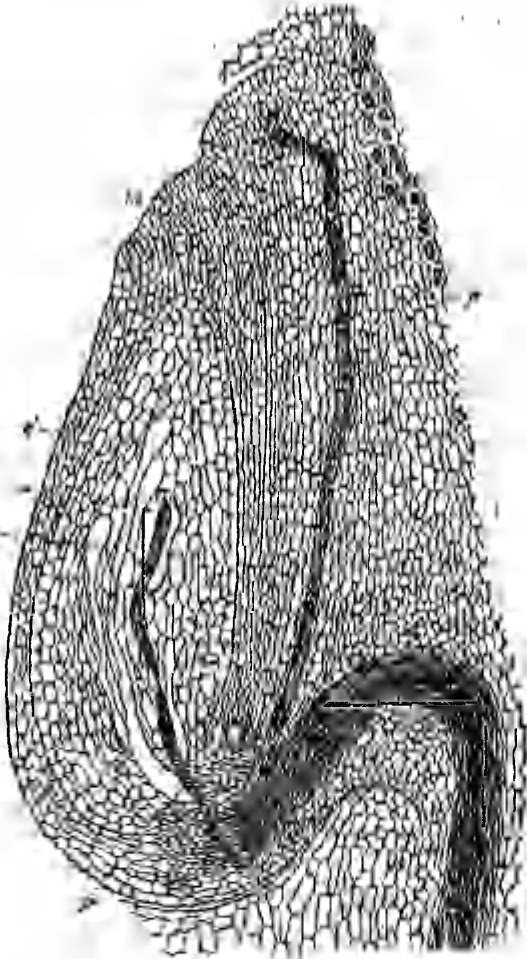


Рис. 362. Халазогамія (апогамія) *Casuarina suberosa*. Продольный разрѣзъ сѣмяпочки: *p, p* — пыльцевая трубочка, *m* — сѣмявходъ или микропиле, *e* — зародышевый мѣшокъ, *e', e'* — добавочные зародышевые мѣшки, вытягивающіеся въ трубки; увеличено въ 120 разъ (по Тр е у б у).

У простѣйшихъ покрытосѣменныхъ вокругъ сѣмяпочки образуется уже покровъ изъ плодолистиковъ, образуется завязь. Пыльца не можетъ попадать прямо на nucellus сѣмяпочки, какъ у голосѣменныхъ, и пыльцевая трубочка ихъ, приобретающая уже у голосѣменныхъ способность продолжитель-

наго роста черезъ ткани, растетъ здѣсь сквозь плодолистикъ и сѣмяножку (халазу) до сѣмяпочки, какъ это открыто было впервые Треубомъ у казуаринъ (см. на рис. 361, фиг. 3, и рис. 362). Явленіе халазогаміи у казуаринъ вполнѣ понятно; сокращеніе пути пылевой трубочки здѣсь еще не нужно, ибо само развитіе сѣмяпочки, какъ уже сказано, идетъ у простѣйшихъ покрытосѣменныхъ весьма медленно, и ко времени опыленія яйцевой аппаратъ далеко

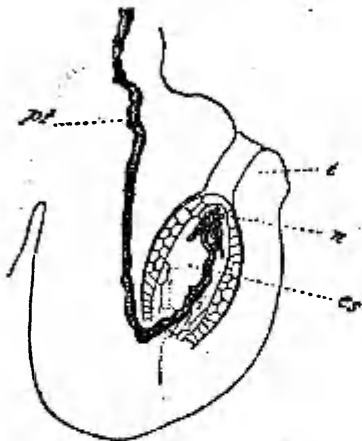


Рис. 363. Халазогамія (апо-рогамія) у обыкновенной березы (*Betula alba*): пылевая трубочка (*pt*) проникаетъ въ сѣмяпочку черезъ халазу (*chalaza*); *es* — зародышевый мѣшокъ, *i* — покровъ или интегументъ сѣмяпочки, *n* — ея писцеллъ; увеличено въ 150 разъ (по Навашину).

еще не готовъ для воспріятія оплодотворяющихъ генеративныхъ ядеръ. Но, по мѣрѣ совершенствованія простѣйшихъ покрытосѣменныхъ, развитіе сѣмяпочки пошло быстрѣе, и такое окольное и долгосрочное прохожденіе пылевой трубочки черезъ ткани плодолика и сѣмяпочки могло уже быть вреднымъ, ибо генеративныя ядра не скоро достигали бы готоваго къ оплодотворенію яйца яйцевого аппарата зародышевого мѣшка. Потребовалось сокращеніе этого первоначальнаго долгаго и окольнаго пути, и вотъ мы видимъ, согласно изслѣдованіямъ Навашина, что у различныхъ покрытосѣменныхъ наблюдаются различныя стадіи

сокращенія этого пути. У ольхи (*Alnus*, фиг. 4, на рис. 361) пылевая трубочка хотя и вступаетъ въ сѣмяпочку черезъ халазу, какъ у *Casuarina*, но затѣмъ изгибается такъ, что касается яйцевого аппарата сверху, со стороны микропиле; у березы (*Betula*, фиг. 5, на рис. 361 и рис. 363) тоже халазогамія, но путь пылевой трубочки еще болѣе сокращается, чѣмъ у *Alnus*, а у вяза (*Ulmus*, фиг. 6, на рис. 361, рис. 364 и 365) уже нѣтъ настоящей халазогаміи; пылевая трубочка растетъ еще эндотропно черезъ внѣшній покровъ сѣмяпочки, образующій особый мостикъ изъ своей ткани, сокращающій путь пылевой трубочки, которая въ концѣ концовъ попадаетъ уже

въ самый сѣмявходъ. У *Celtis*, тоже изъ семейства *Ulmaceae*, путь пыльцевой трубочки сокращается образованіемъ особаго мѣшечкатаго выроста покрова сѣмяпочки, прилегающаго къ стѣнкѣ завязи, у *Santalaceae* происходитъ мѣшеччатое удлинеше зародышеваго мѣшка, а у *Euphorbiaceae* образуется особая ткань, сокращающая эндотропный ростъ пыльцевой трубочки и названная *obturatorum*. Наконецъ, на фиг. 7 нашего рисунка (см. рис. 361) изображенъ случай типичной порогами,

какъ онъ свойственъ большинству цвѣтковыхъ растеній; это явленіе порогами легко произвести отъ сокращенія эндотропнаго роста пыльцевой

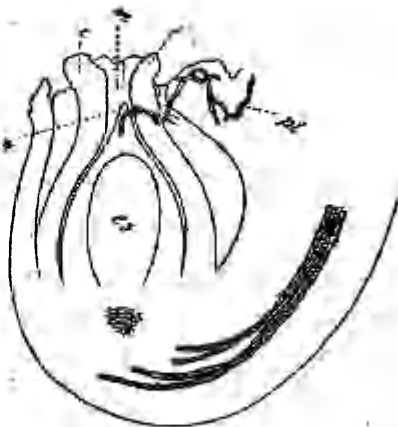


Рис. 364. Сѣмяпочка *Ulmus laevis*. Пыльцевая трубочка (*pt*) проходитъ изъ сѣмяножки во внутренній покровъ (*i*), а изъ него въ писеллусъ (*n*); *es* — зародышевый мѣшокъ, *m* — сѣмявходъ, увел. въ 200 разъ (по Навашину).

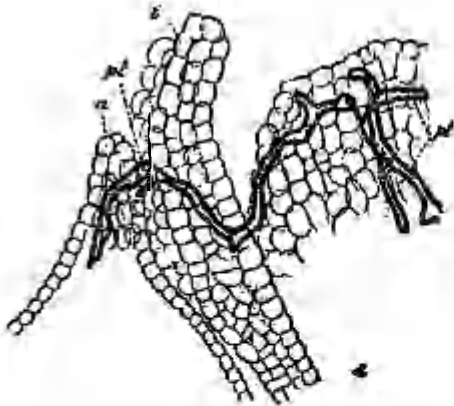


Рис. 365. Часть предыдущаго рисунка, при болѣе сильномъ увеличеніи, до 600 разъ: *pt* — пыльцевая трубочка, *n* — писеллусъ, *i* — внутренній покровъ сѣмяпочки (по Навашину).

трубочки у *Ulmus*'а (фиг. 6, на рис. 361); при порогами пыльцевая трубочка, сокращая путь, растеть б. и. м. скоро черезъ полость завязи и прямо проникаетъ въ сѣмявходъ. Мы видимъ постепенный переходъ отъ халазогамии къ порогами у разныхъ низшихъ типовъ *Monochlamydeae*. Приведенные примѣры изъ изученныхъ порядковъ касались

порядковъ *Verticillatae*, *Fagales*, *Urticales*; кромѣ упомянутыхъ, въ видѣ примѣровъ, растеній являющаго постепеннаго перехода

отъ полного эндотропнаго роста пыльцевой трубочки къ типичной порогаміи наблюдались Навашинымъ и другими изслѣдователями (Billings, Н. Цингеръ, Quignard, Schweiger) въ семействахъ *Juglandaceae*, *Betulaceae*, *Ulmaceae*, *Urticaceae*, *Santalaceae*, *Euphorbiaceae* и др.

Правда, у нѣкоторыхъ низшихъ *Monochlamydeae*, напримѣръ, у *Fagaceae* или *Salicaceae*, наблюдается такая же типичная порогамія, какъ и у высшихъ цвѣтковыхъ растеній. Очевидно, эти низшія растенія рано приобрѣли способность къ порогамному росту пыльцевой трубочки, несмотря на ихъ, въ общемъ, низкую морфологическую организацію и древность происхожденія. Съ другой стороны эндотропный ростъ пыльцевой трубочки, но не халазогамія, наблюдался и у нѣкоторыхъ высшихъ цвѣтковыхъ, напримѣръ, у *Rosaceae* и даже у *Cucurbitaceae* — изъ сростнолепестныхъ; но здѣсь это, очевидно, явленіе атаксистическое.

Во всякомъ случаѣ прекрасныя изслѣдованія Навашина и его послѣдователей ясно доказываютъ, что способъ роста пыльцевой трубочки покрытосѣменныхъ произошелъ отъ способа роста ея у голосѣменныхъ, и что у *Monochlamydeae* ростъ этотъ первоначальный. Еще одно лишнее доказательство, что именно *Monochlamydeae* стоятъ ближе всего къ голосѣменнымъ и произошли отъ послѣднихъ, весьма постепенно совершенствуясь въ своемъ развитіи, приспособляясь къ насѣкомоопыляемости и вырабатывая очень медленнымъ, постепеннымъ путемъ все болѣе и болѣе совершенный типъ цвѣтка, пока въ лицѣ высшихъ представителей *Centrospermae* не достигли растенія эти типичнаго цвѣтка двудольнаго—пятичленнаго пятициклическаго, съ ясно выраженными законами чередованія органовъ и кратныхъ отношеній.

Всѣ эти морфологическія данныя, обобщенныя и приведенныя въ параллель съ основными морфологическими построеніями голосѣменныхъ, ясно показываютъ, что *Monochlamydeae* были простѣйшими покрытосѣменными растеніями, появившимися очень рано, можетъ быть, раньше другихъ типовъ покрытосѣменныхъ. Мы знаемъ уже, что покрытосѣменные появились, какъ показываетъ намъ геологія, въ концѣ мѣловнаго періода и притомъ сразу, но преобладали тогда именно *Monochlamydeae*, а однодольныхъ и раздѣльнолепест-

ныхъ двудольныхъ было сравнительно меньше въ то время, сростнолепестныхъ же покрытосѣменныхъ растеній вначалѣ было очень мало. Теперь *Monochlamydeae* составляютъ всего 15% всѣхъ растеній; въ мѣловой флорѣ, какъ я вамъ уже говорилъ на одной изъ прежнихъ лекцій, ихъ насчитываютъ до 61—64%, тогда какъ спайнолепестныхъ въ мѣловомъ періодѣ было 4—5%, а нынѣ до 48%.

Хотя въ мѣловомъ періодѣ цвѣтковые растенія появляются какъ бы сразу, но *Monochlamydeae* значительно преобладаютъ, и при томъ же изъ *Monochlamydeae* мы какъ разъ встрѣчаемъ порядки болѣе древніе — *Salicales*, *Juglandales*, *Myricales*, *Fagales*, низшія *Urticales* (*Ulmaceae*), и совсѣмъ почти не извѣстны ни изъ мѣловыхъ, ни изъ третичныхъ отложеній *Polygonales* или *Centrospermae*, т. е. болѣе высшія *Monochlamydeae*. Извѣстные же въ ископаемомъ состояніи типы *Monochlamydeae* весьма близки б. ч. къ нынѣ живущимъ, а потому, несомнѣнно, эти простѣйшія *Monochlamydeae* очень древни и представляютъ типы начальные, исходные, а не развившіеся путемъ регрессивнаго метаморфоза изъ болѣе сложно устроенныхъ двудольныхъ насѣкомоопыляемыхъ растеній, какъ думаютъ Галлье, Арберъ, Паркинъ и др. Объ этомъ я вамъ уже достаточно говорилъ на прежнихъ лекціяхъ и я надѣюсь, что это вы хорошо помните. Палеонтологическія данныя безусловно противорѣчатъ гипотезѣ вторичнаго регрессивнаго развитія вѣтроопыляемыхъ *Monochlamydeae* изъ болѣе совершенныхъ насѣкомоопыляемыхъ двудольныхъ, хотя бы типа *Polycarpicae* или ихъ производныхъ.

Противъ послѣдняго воззрѣнія говорятъ и числовыя данныя количества семействъ, родовъ и видовъ изученныхъ порядковъ. По мѣрѣ того, какъ мы отъ простѣйшихъ порядковъ восходили все къ болѣе и болѣе сложнымъ, мы наблюдали все бѣльшее увеличеніе числа родовъ, видовъ и даже семействъ, составляющихъ эти высшіе порядки, и эти числовыя данныя вполнѣ гармонируютъ и съ данными палеонтологіи, и съ данными сравнительной морфологіи, доказывающими, что *Monochlamydeae* — типъ древній, близко родственный съ типомъ голосѣменныхъ вообще. Такъ какъ числовыя данныя эти разсѣяны были по соотвѣтствующимъ лекціямъ, то я для наглядности воспроизведу ихъ вамъ здѣсь въ видѣ сравнительной таблички, въ которой, кромѣ числа

семействъ, родовъ и видовъ каждаго порядка, приведу и число монотипныхъ родовъ каждаго порядка, и число полиморфныхъ родовъ каждаго порядка, причемъ подъ именемъ полиморфныхъ родовъ я понимаю здѣсь такіе роды, гдѣ число видовъ болѣе 100. Присутствіе такихъ полиморфныхъ родовъ въ составѣ нынѣ живущей флоры показываетъ, что данный типъ настолько усовершенствовался, что отлично произрастаетъ и при нынѣшнихъ, б. и. м. измѣнившихся со временъ мѣлового и третичнаго періодовъ условіяхъ существованія. Присутствіе же родовъ монотипныхъ, въ общемъ, указываетъ на типы древніе, сохранившіеся въ видѣ одного вида до нынѣшняго времени и въ бывшіе геологическіе періоды имѣвшіе, вѣроятно, болѣе обширное географическое распространеніе и болшую морфологическую расчлененность. Конечно, то же самое могутъ указывать и роды олиготипные, состоящіе нынѣ всего изъ 2—5 видовъ, но, дабы не затемнять таблицу нашу излишними подробностями, я число олиготипныхъ родовъ даннаго порядка не привожу. Замѣчу еще, что, конечно, не всѣ монотипные или олиготипные роды — типы древніе. И вновь возникающіе роды могутъ быть пока олиготипными или монотипными, и въ каждомъ частномъ случаѣ древность или молодость такого монотипнаго рода можетъ быть б. и. м. точно установлена детальными сравнительными морфологическо-географическими изысканіями. Но такъ какъ при составленіи предлагаемой вашему вниманію таблички такого разграниченія не было сдѣлано, то я дѣлаю лишь эту оговорку для того, чтобы, имѣя ее въ виду, мы могли объяснить себѣ нѣкоторыя отклоненія въ этой таблицѣ отъ основнаго хода явленія.

Итакъ, вотъ числовыя данныя, касающіяся изученныхъ нами порядковъ (см. таблицу на стр. 371).

Въ общемъ, табличка эта показываетъ намъ поразительное увеличеніе количества родовъ и въ особенности видовъ изученныхъ порядковъ по мѣрѣ того какъ мы восходимъ все выше и выше въ системѣ *Monochlamydeae*, и если бы *Monochlamydeae* возникли вторично изъ болѣе высшихъ типовъ цвѣтковыхъ, какъ хотятъ это доказать Hallier, Arber и др., то намъ трудно было бы понять большое количество видовъ и родовъ въ порядкѣ *Centrospermae*, болѣе близкомъ къ этому предполагаемому исходному типу, и

малое количество родовъ и видовъ въ порядкахъ, напри-
 мѣръ, *Myricales* или *Juglandales*. Съ точки зрѣнія, развивае-
 мой въ этихъ лекціяхъ, приведенныя числовыя отношенія
 б. ч. понятны. Исключеніе составляетъ линія порядокъ
*Piperale*s — очень примитивный и, вѣроятно, очень древній,
 но сильно расчлененный; это объясняется, однако, двумя
 причинами; во-первыхъ тѣмъ, что *Piperale*s по преимуществу
 жители тропиковъ и, во-вторыхъ тѣмъ, что порядокъ этотъ
 собственно стоитъ особнякомъ въ системѣ и, слѣдовательно,
 долженъ быть изъятъ изъ даннаго филогенетическаго ряда.
 Съ другой стороны, порядокъ *Polygonale*s показываетъ, въ
 общемъ, уменьшеніе, а не увеличеніе числовыхъ отношеній,

	Число се- мействъ	Число родовъ	Число видовъ	Число монотип- ныхъ родовъ		Число по- лиморф- ныхъ ро- довъ
				абсолютное	въ %	
<i>Verticillatae</i>	1	1	25	—	—	—
<i>Piperale</i> s	4	16	1000	4	25%	2
<i>Salicales</i>	1	2	180	—	—	1
<i>Myricales</i>	1	1	40	—	—	—
<i>Juglandales</i>	1	6	32	2	33%	—
<i>Fagales</i>	3	11	420	1	10%	2
<i>Urticales</i>	4	109	1500	35	32%	2
<i>Polygonale</i> s	1	30	750	9	30%	4
<i>Centrospermae</i>	10	270	3645	107	40%	5

но, мнѣ кажется, это можно объяснить тѣмъ, что и *Po-
 lygonale*s слѣдовало бы изъять изъ разсматриваемаго фило-
 генетическаго ряда. Какъ мы видѣли раньше, *Centrospermae*
 филогенетически ближе къ *Urticales*, чѣмъ къ *Polygonale*s, а
 порядокъ *Polygonale*s представляетъ лишь боковую вѣтвь
Urticales, при томъ же м. б. переходную къ нѣкоторымъ
 однодольнымъ.

Какъ бы то ни было, но въ общемъ табличка эта, мнѣ
 кажется, линія подтверждаетъ тѣ общіе выводы, которые
 можно сдѣлать относительно *Monochlamydeae* на основаніи
 данныхъ сравнительной морфологіи и палеонтологіи, а
 именно, что *Monochlamydeae* — первичный типъ цвѣтковыхъ
 растений, стоящій филогенетически близко къ голосѣменнымъ
 и отъ нихъ производный, и что *Monochlamydeae* съ своей
 стороны представляютъ рядъ постепенно усложняющихся и

совершенствующихся порядковъ, при чемъ конечный ихъ порядокъ, наиболѣе высшій — *Centrospermae* достигаетъ уже слѣдующей ступени развитія цвѣтковыхъ растеній, а именно растеній съ цвѣтами двупокровными, пятичленными пятициклическими, съ чередованіемъ органовъ въ цвѣткѣ и закономъ кратныхъ отношеній числа частей цвѣтка.

Но если это такъ, если *Monochlamydeae* непосредственно произошли отъ голосѣменныхъ, то является вопросъ, отъ какихъ именно голосѣменныхъ произошли *Monochlamydeae*, и какъ образовался впервые органъ антофитныхъ растеній — цвѣтокъ.

Веттштейнъ производитъ *Monochlamydeae* отъ типа голосѣменныхъ *Ephedra* черезъ типъ *Casuarina* и даетъ весьма любопытную теорію происхожденія цвѣтка покрытосѣменныхъ растеній, рассматривая его, какъ упрощенное соцвѣтіе высшихъ голосѣменныхъ. Веттштейнъ говоритъ, что *Monochlamydeae*, съ ихъ многочисленными, несомнѣнно первоначальными признаками, принимаются имъ, какъ низко стоящія по развитію двудольныя; при этомъ онъ сдѣлалъ попытку выяснитъ ихъ происхожденіе отъ типа голосѣменныхъ. „Возможность такого незапутаннаго и при томъ основаннаго на существующихъ формахъ объясненія указываетъ также на положеніе *Monochlamydeae* въ системѣ“.

Теорія Веттштейна происхожденія цвѣтка покрытосѣменныхъ изъ соцвѣтія голосѣменныхъ весьма остроумна, но я лично не могу ее всецѣло раздѣлить. Мнѣ кажется, уже то, что Веттштейнъ дѣлаетъ попытку выяснитъ происхожденіе цвѣтка и самихъ покрытосѣменныхъ на основаніи сравненія существующихъ лишь формъ, является въ основѣ своей невѣрнымъ. Это и есть ахиллесова пята теоріи Веттштейна, которую не всѣ ботаники хотятъ признать, такъ какъ, конечно, *Monochlamydeae* развились не изъ современныхъ голосѣменныхъ. Ихъ первоначальное происхожденіе надо искать въ глубинѣ вѣковъ, вѣроятно, гораздо ранѣе мѣлового періода, а потому выводить *Monochlamydeae* изъ типа *Ephedra* черезъ типъ *Casuarina*, по моему мнѣнію, не логично. Веттштейнъ нѣсколько разъ оговаривается, что онъ, конечно, говоритъ не о нынѣ живущихъ *Ephedra* или *Casua-*

rina, а лишь о представляемыхъ ими типахъ. Но все же онъ дѣлаетъ здѣсь основную, по моему мнѣнію, ошибку, и въ этомъ отношеніи, съ моей точки зрѣнія, теорія его не приемлема.

Но въ другихъ отношеніяхъ въ ней много послѣдовательности, и она отличается остроуміемъ, почему я и изложу вамъ ее подробнѣе на слѣдующей лекціи.

Лекція семнадцатая.

Теорія Веттштейна происхожденія цвѣтка покрытосѣменныхъ или антофитныхъ растеній.

Приступая къ изложенію теоріи Веттштейна происхожденія цвѣтка покрытосѣменныхъ изъ соцвѣтія голосѣменныхъ, я постараюсь, въ видахъ объективности, изложить теорію эту по возможности словами самого Веттштейна. Съ самаго начала, какъ я уже сказалъ на прошлой лекціи, Веттштейнъ оговаривается, что, во избѣжаніе недоразумѣній, онъ особенно упираетъ на то, что излагая свою теорію, онъ подразумѣваетъ не цвѣты нынѣ живущихъ голосѣменныхъ, но типъ цвѣтка этихъ растеній. Оговорка сама собою понятная, ибо, конечно, никто изъ современныхъ филогенетиковъ не производитъ нынѣ живущія высшія растенія отъ нынѣ же живущихъ низшихъ растеній, и, если мы говоримъ, напримѣръ, что *Centrospermae* филогенетически произошли отъ *Urticales*, или *Araceae* отъ *Piperales*, то, конечно, мы говоримъ такъ для краткости, а на самомъ дѣлѣ мы этими словами выражаемъ ту мысль, что типъ *Urticales*, древнѣе, нынѣ вымершіе предки *Urticales* могли дать начало типу *Centrospermae*, или что типъ однодольныхъ *Araceae* могъ имѣть своимъ началомъ типъ *Piperales*, что древнѣе предки *Piperales* съ одной стороны развились въ нынѣ живущія *Piperaceae*, съ другой стороны дали начало болѣе высоко организованнымъ *Araceae*. Такимъ образомъ указанная оговорка Веттштейна сама собою понятна и относится ко всякому филогенетическому построению.

„При всемъ разнообразіи цвѣтовъ покрытосѣменныхъ“, говоритъ Веттштейнъ, „все-таки возможно дать схему этого строенія; она представлена въ видѣ диаграммы на фиг. 5 и 6 прилагаемаго рисунка (см. рис. 366). Отклоненія отъ этой схемы вызываются увеличеніемъ или уменьшеніемъ числа круговъ, числа членовъ въ кругѣ, измѣненіемъ взаимнаго положенія членовъ, симметрією и проч.; эти отклоненія не представляютъ, однако, принципиальныхъ затрудненій для построенія схемы“, т. е. „типа“ цвѣтка, какъ мы это уже видѣли на одной изъ предыдущихъ лекцій, разсма-

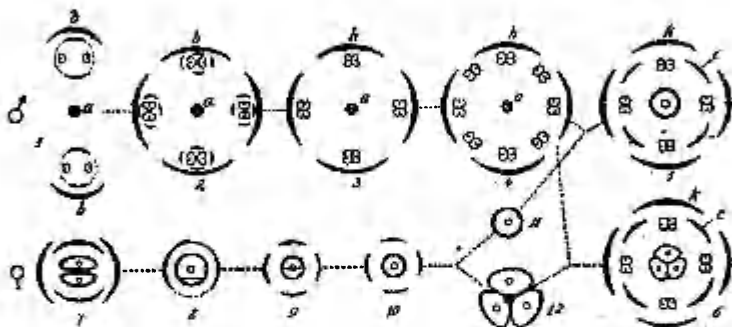


Рис. 366. Схема Веттштейна происхожденія двуполого, двупокровного (съ двойнымъ околоцвѣтникомъ) цвѣтка покрытосѣменныхъ изъ цвѣтка голосѣменныхъ: *a* — конецъ оси, *b* — кроющий листъ, *h* — листики околоцвѣтника, *k* — чашелистики, *c* — лепестки вѣнчика.

тривая основной типъ строенія цвѣтка въ порядкѣ *Centrospermae*.

Гораздо большія затрудненія видитъ Веттштейнъ при попыткѣ выясненія филогеніи этого типа. По мнѣнію Веттштейна, „подобная попытка выясненія — это требованіе приложимо къ попыткамъ выясненія всякой филогеніи — должна быть допустима не только съ морфологической точки зрѣнія, но и понятна съ экологической“, а также, прибавимъ мы отъ себя, должна по возможности опираться на данныя фитопаалеонтологіи и ботанической географіи или, по крайней мѣрѣ, имъ не противорѣчить.

„Затрудненія, которыя мы въ этомъ случаѣ встрѣчаемъ“, говоритъ далѣе Веттштейнъ, „станутъ тотчасъ же понятными, какъ только мы обратимся къ тѣмъ образованіямъ, къ которымъ при настоящемъ состояніи нашихъ

свѣдѣній, могутъ быть сведены цвѣты голосѣменныхъ; эти образования и суть цвѣты покрытосѣменныхъ“. Отклоненія отъ нихъ, которыя подлежатъ разъясненію, состоятъ въ слѣдующемъ:

„1. Цвѣты у всѣхъ голосѣменныхъ однополые, въ нихъ нѣтъ ничего такого, что давало бы поводъ говорить о бывшей когда то обоеполюсти“. Исключеніе составляютъ, однако, добавимъ мы отъ себя, цвѣты *Welwitschia* (см. рис. 367), какъ мы видѣли на одной изъ нашихъ лекцій. „Цвѣтки же у большинства покрытосѣменныхъ — обоеполюе“.



Рис. 367. Мужской цвѣтокъ вельвичи съ зачаточной сѣмяпочкой, по удаленіи околоцвѣтника и съ разрѣзанной трубочкой пыльцелистиковъ: *a* — тычинки, *o* — сѣмяпочка, *t* — тубулузъ или трубочка, *и* — интегументъ сѣмяпочки (по Страсбургеру).

„2. У голосѣменныхъ покровъ цвѣтка можетъ образоваться изъ листьевъ. Типичный же цвѣтокъ покрытосѣменныхъ обладаетъ двойнымъ околоцвѣтникомъ (чашечкою и вѣнчикомъ), круги котораго существенно различны“.

„3. Расположеніе органовъ въ цвѣткѣ голосѣменныхъ согласуется съ расположеніемъ вегетативныхъ листьевъ. У большинства же покрытосѣменныхъ наблюдается циклическое расположеніе частей цвѣтка или, въ крайнемъ случаѣ, такое расположеніе ихъ, которое отклоняется отъ расположенія вегетативныхъ листьевъ“.

„4. Тычинки у голосѣменныхъ представляютъ постепенные переходы отъ микроспоролиста, съ многочисленными пыльниками на нижней сторонѣ, къ тычинкѣ съ двумя пыльниками (см. рис. 368). У покрытосѣменныхъ тычинки имѣютъ типично 4 гнѣзда (см. рис. 369), которыя нельзя свести къ образованіямъ, развившимся на нижней сторонѣ листа“. Это послѣднее заявленіе Веттштейна для меня лично не вполне убѣдительно, да кромѣ того и у покрытосѣменныхъ бываютъ исключенія относительно количества пыльцевыхъ гнѣздъ данной тычинки. Иногда ихъ бываетъ, напримѣръ, всего два.

„Перечисленные затрудненія“, продолжаетъ Ветт-

штейнъ, „не легко разъяснить въ морфологическомъ и биологическомъ отношеніяхъ, и до настоящаго времени не было исчерпывающаго разъясненія ихъ“. Веттштейнъ предпринимаетъ, однако, какъ онъ выражается, только попытку такого разъясненія; отправнымъ же пунктомъ этой попытки служитъ для Веттштейна допущеніе, что *Monochlamydeae* представляютъ простѣйшій типъ покрыто-

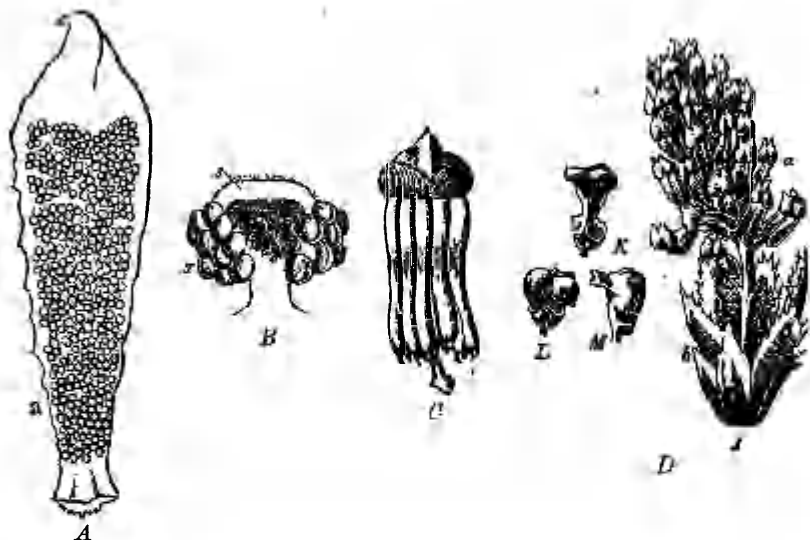


Рис. 368. Разные типы микроспоролистиковъ или тычинокъ голосѣменныхъ : *A* — микроспоролистикъ *Cycas revoluta* съ многочисленными пыльниками на нижней сторонѣ споролистика; *B* — тычинка или микроспоролистикъ *Zamia muricata* съ многочисленными пыльниками (x) на нижней сторонѣ листа (s); *C* — тычинка *Araucaria* съ нѣсколькими длинными висячими пыльниками на нижней сторонѣ; *D* — мужской колосокъ (*J*) *Abies alba* съ верхушечными листьями (*b*) и тычинками (*a*); *K—M* — тычинки *Abies alba* сзади, спереди и сбоку съ двумя пыльниками на нижней ихъ сторонѣ.

сѣменныхъ растеній, и что они могутъ быть выведены изъ типа голосѣменныхъ, какъ то показано на Веттштейновской схемѣ (см. рис. 366).

Однополость цвѣтовъ, характерная для всѣхъ голосѣменныхъ, удерживается и у нѣкоторыхъ покрытосѣменныхъ. Поэтому Веттштейнъ рассматриваетъ сначала происхождение однополага (мужского и женскаго) цвѣтка.

На фиг. 1—5 Веттштейновской схемы (рис. 366) представлено развитіе мужскаго цвѣтка, а на фиг. 3 изображенъ типъ такого цвѣтка, наиболѣе часто встрѣчаю-

щийся у *Monochlamydeae*: съ простымъ чашечковиднымъ околоцвѣтникомъ, съ тычинками, противолежащими листикамъ

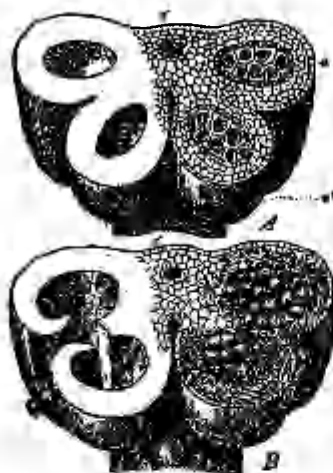


Рис. 369. Строение пыльника покрытосѣмяннаго растения: *A* — поперечный разрѣзъ пыльника до раскрыванія, *B* — послѣ раскрыванія; *f* — спайникъ, *a, a1* — пыльцевой мѣшокъ или микро-спorangii; въ *A* — пыльца или микроспоры еще развиваются, въ *B* — онѣ готовы.

околоцвѣтника, съ 4 пыльцевыми гнѣздами у каждой тычинки. Припомните, мы часто встрѣчали такіе цвѣты, напримѣръ, у *Eagales*, *Urticales* (см. рис. 370, *A*, 371, *A*), у низшихъ *Centrospermae* (см. рис. 372, 373) и др. Возникновеніе та-

кого мужского цвѣтка изъ мужского цвѣтка голосѣменныхъ (для примѣра можно взять диаграмму цвѣтка или соцвѣтія *Ephedra* — фиг. 1, на рис. 366 и рис. 374) можно понять, по мнѣнію Веттштейна, изъ строенія соцвѣтія *Casuarina* (см. фиг. 2, на рис. 366, представляющую упрощенную, схематизированную диаграмму соцвѣтія *Casuarina*, и срав. съ рис. 375, изображающимъ диаграмму одной мутовки мужского соцвѣтія *Casuarina*). Здѣсь, въ пазухѣ покров-



Рис. 370. Диаграммы кропивы — *Urtica dioica*: *A* — диаграмма мужского цвѣтка, *B* — диаграмма женскаго цвѣтка (по Вармьягу).



Рис. 371. Цвѣты кропивныхъ *Urticaceae*: *A* — мужской цвѣтокъ *Boehmeria macrophylla*; *B* — женскій цвѣтокъ *Boehmeria nivea* (по Weddell).

тычинокъ и изъ околоцвѣтника, склоннаго, по Веттштейну, къ исчезновенію. Почему, однако, околоцвѣтникъ цвѣтовъ

Casuarina склоненъ къ исчезновенію, а не представляетъ впервые появляющійся зачаточный околоцвѣтникъ одного изъ самыхъ низшихъ покрытосѣменныхъ, этого Веттштейнъ намъ не объясняетъ, а между тѣмъ, какъ сейчасъ увидимъ, изъ этого недоказаннаго предположенія онъ дѣлаетъ дальнѣйшія заключенія весьма важнаго свойства.

Сравнение соцвѣтія *Casuarin*'ы (см. фиг. 2, на рис. 366) съ соцвѣтіемъ *Ephedra* (см. фиг. 1, на рис. 366), съ одной стороны, и съ примитивнымъ цвѣткомъ *Monochlamydeae*, изображенномъ на фиг.



Рис. 373. Цвѣтокъ *Beta vulgaris* — свекловицы, въ цѣломъ видѣ (1) и въ продольномъ разрѣзѣ (2) (по Baillon), какъ примѣръ цвѣтка съ опредѣленнымъ количествомъ циклически расположенныхъ органовъ и съ тычинками, противостоящими листочкамъ околоцвѣтника.

3, рис. 366 (ср.

также рис. 370, А),

съ другой стороны, облегчаетъ намъ, по мнѣнію Веттштейна, представленіе о развитіи цвѣтка. „Если только, говоритъ онъ, мужской цвѣтокъ многихъ *Monochlamydeae* (фиг. 3, рис. 366 и срав. съ рис. 370, А) возникъ изъ соцвѣтія, то онъ представлялъ, слѣдовательно, такъ называемый, по Delripo, *pseudanthium*“. Но въ томъ

то и дѣло, что тутъ опять стоитъ недоказанная и, на мой взглядъ, мало вѣроятная предположка, изъ которой, однако, дѣлаются Веттштейномъ дальнѣйшіе существенные вы-

воды. Почему мужской цвѣтокъ многихъ *Monochlamydeae* возникъ изъ соцвѣтія — въдѣ это надо доказать и, мнѣ кажется, доказать это весьма и весьма затруднительно. Мы вступаемъ здѣсь уже въ область тѣхъ морфологическихъ построеній, которыя, по крайней мѣрѣ на мой взглядъ, страдаютъ большой натяжкой и отзываются натурфилософіей.



Рис. 372. Продольный разрѣзъ цвѣтка *Salicaria Soda* (изъ *Chenopodiaceae*) съ тычинками, противостоящими листикамъ околоцвѣтника.

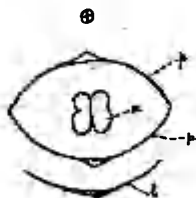


Рис. 374. Диаграмма мужского цвѣтка *Ephedra altissima*: *b* — кроющий листъ, *p, p* — листья околоцвѣтника, *a* — тычинка (по Эшеру).

Но вернемся къ ходу разсужденія Веттштейна. Итакъ, сдѣлавъ весьма субъективное предположеніе, что мужской цвѣтокъ многихъ *Monochlamydeae* произоніелъ изъ соцвѣтія,



Рис. 375. Диаграмма одной мутовки мужского соцвѣтія *Casuarina equisetifolia* Forst.: *b* — верхушечные листья, α и β — прицвѣтники, расположенные по бокамъ медіанной плоскости, p^1 , p_1 — крооволистки, расположенные медіанно; посрединѣ четырехгнѣздный пыльникъ тычинки (по Энглеру).

да“ (срав. рис. 378). Опять таки и это предположеніе не доказано окончательно, хотя м. б. и имѣетъ за себя нѣкоторую долю вѣроятности.



Рис. 377. Мужской цвѣтокъ *Gnetum latifolium*: *p* — листья околоцвѣтника, *a* — тычинка, *z* — членистые волоски (по Блуме).

Наблюдаемое у *Gnetaceae* стремленіе къ уменьшенію числа тычинокъ въ отдѣльных цвѣтахъ и ихъ полное

сращеніе (см. рис. 376, 377), расщепленіе тычинокъ (см. рис. 378, 379), часто встрѣчающееся у *Monochlamydeae* (напримѣръ, у *Casuarina*, *Betula*, *Corylus*, у многихъ *Polygonaceae*, у *Centrospermae*, какъ мы видѣли на прежнихъ лекціяхъ), — все это, по мнѣнію Веттштейна, представляетъ явленія, стоящія въ согласіи съ приведеннымъ имъ объясненіемъ происхожденія мужского цвѣтка *Monochlamydeae* изъ соцвѣтія типа *Ephedra* (см. рис. 374) черезъ соцвѣтіе типа *Casuarina* (см. рис. 375).

что это *pseudanthium*, Веттштейнъ говоритъ, что въ такомъ случаѣ околоцвѣтникъ этого цвѣтка (см. фиг. 3, *h*, на рис. 366) „соотвѣтствуетъ, по ходу своего развитія, кроющему листу круга (*b*, на фиг. 2, рис. 366); положеніе тычинокъ противъ листьевъ околоцвѣтника объясняется ихъ происхожденіемъ изъ отдѣльныхъ цвѣтовъ, находившихся въ пазухѣ кроющихъ листьевъ; четыре пыльцевыя гнѣзда каждой тычинки произонили благодаря тому, что срослись двѣ тычинки, имѣвшія по 2 пыльцевыя гнѣзда“



Рис. 376. Единичный мужской цвѣтокъ *Ephedra altissima* Desf. (по Эйхлеру): *d* — кроющий листъ, *p* — листъ околоцвѣтника, *t* — Anthereuträger или пыльцевая колонка, *a* — пыльники.

изъ соцвѣтія типа *Ephedra* (см. рис. 374) черезъ соцвѣтіе типа *Casuarina* (см. рис. 375).

На мой взглядъ, въ этомъ пунктѣ разсужденіе Веттштейна и крайне натянуто, и вытекаетъ, какъ мы только что видѣли, изъ недоказанныхъ предпосылокъ.

Такое преобразованіе мужского соцвѣтія голосѣменныхъ въ мужской цвѣтокъ *Monochlamydeae* представляетъ, по Веттштейну, первую ступень въ развитіи цвѣтка покрытосѣменныхъ, ступень, однако, весьма проблематичную, если при томъ же стать на ту точку зрѣнія, которой я лично придерживаюсь, что у голосѣменныхъ трудно вообще говорить о цвѣтахъ и соцвѣтіяхъ.



Вторая ступень развитія цвѣтка покрытосѣменныхъ характеризуется, по Веттштейну, увеличеніемъ числа тычинокъ, которое дѣйствительно наблюдается у многихъ *Monochlamydeae*, при чемъ общее строеніе цвѣтка не измѣняется (см. фиг. 4, на рис. 366); увеличеніе числа тычинокъ такъ часто встрѣчается у покрытосѣменныхъ въ теченіе ихъ развитія, что оно, по мнѣнію Веттштейна, не представляетъ затрудненій для его допущенія; вслѣд-

Рис. 378. Раздвоенная тычинка *Casuarina nodiflora* Forst. (по Poisson).



Рис. 379. Раздвоенная тычинка *Paris incompleta* МВ. (по К. А. Фляксбергеру).

ствие чисто-механическихъ причинъ, при умноженіи числа тычинокъ, положеніе ихъ противъ листиковъ околоцвѣтника не могло вполне сохраниться, часть вновь возникшихъ тычинокъ должна чередоваться съ листиками околоцвѣтника.

Это развитіе второй ступени цвѣтка покрытосѣменныхъ изъ первой гораздо лучше обосновано въ схемѣ Веттштейна, чѣмъ развитіе первой ступени изъ типа *Ephedra* черезъ типъ *Casuarina*, и здѣсь ни я лично не могу ничего возразить противъ теоріи Веттштейна, да и вы, вѣроятно, согласитесь со мною въ этомъ на основаніи даже тѣхъ сравнительно немногихъ фактовъ, которые имѣются у васъ въ настоящее время относительно *Monochlamydeae*.

Третья ступень достигнута была, по Веттштейну, образованіемъ вѣнчика изъ андроея, какъ видно изъ сравненія фиг. 5 и 4, рис. 366. При этомъ часть тычинокъ должна была вполне превратиться въ лепестки (какъ это мы видѣли у *Caryophyllaceae* — см. рис. 380 и 381), или

же лепестки могли возникнуть изъ ткани, соединявшей тычинки (какъ это мы видѣли у современныхъ *Amarantaceae*). Простой до того времени околоцвѣтникъ, происшедшій, какъ сказано выше, изъ кроющихъ листьевъ, превратился въ чашечку (фиг. 5, *k*, на рис. 366), а вѣнчикъ (*c*) возникъ вновь. Что между чашечкою и вѣнчикомъ, именно у многихъ срав-

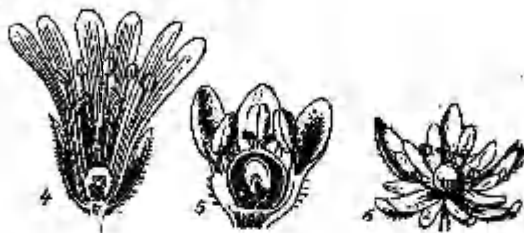


Рис. 380. Цвѣты *Caryophyllaceae*: 4 — *Cerastium arvense*, 5 — *Herniaria glabra*, 6 — *Stellaria media* (по Веск).

нительно низко стоящихъ двудольныхъ, существуетъ довольно большое различіе (см. рис. 380, 381), указывающее на ихъ различное происхождение, было извѣстно давно, а также извѣстно и то, что многое говорить за происхожденіе лепестковъ изъ тычинокъ. Въ особенности ясны тѣсныя отношенія между тычинками и лепестками у *Caryophyllaceae* (см. рис. 380, 381), *Aizoaceae* (см. рис. 331, 332, на стр. 340, 341) и др. сходныхъ съ ними семействъ, а также, какъ увидимъ впоследствии, у *Polycarpicae*.

Происхожденіе третьей ступени развитія въ схемѣ Веттштейна также вполне понятно и не подлежитъ сомнѣнію. Далѣе Веттштейнъ выясняетъ, какое значеніе три различныя ступени развитія мужского цвѣтка имѣютъ въ экологическомъ отношеніи.

У всѣхъ голосѣменныхъ опыленіе вѣтровое; большинство же покрытосѣменныхъ опыляются насѣкомыми. Поэтому превращеніе цвѣтка голосѣменнаго въ цвѣтокъ покрытосѣменнаго должно влечь за собою и это новое приспособленіе. Доказать это, по мнѣнію Веттштейна, возможно. „Ступень первая“, по его мнѣнію, „однозначуща съ редуціоннымъ процессомъ мужскихъ цвѣтовъ; она есть прямое продолженіе редуціоннаго процесса, проявляемаго голосѣменными. Ра-



Рис. 381. Диаграмма цвѣтка *Lychnis viscaria* L. (по Вармингу).

стеніе остается еще анемофильнымъ; происшедшая тѣмъ не менѣе редукція мужскихъ цвѣтовъ, т. е. уменьшеніе количества пыльцы, должна компенсироваться повышеніемъ вѣроятности оплодотворенія, что и достигается образованіемъ рыльца, какъ аппарата, служащаго для улавливанія пыльцы. Вѣроятность оплодотворенія у простѣйшихъ голосѣменныхъ довольно ничтожна; поэтому для нихъ необходимо развивать возможно больше тычинокъ, больше пыльцевыхъ гнѣздъ. Чѣмъ больше возрастаетъ вѣроятность оплодотворенія, благодаря образованію рыльца, тѣмъ возможнѣе становится упрощеніе цвѣтка на счетъ пыльцевой массы. Да и у *Monochlamydeae*, благодаря столь частому сгруппированію цвѣтковъ въ соцвѣтія, является возможнымъ упрощеніе отдѣльныхъ цвѣтовъ“.

„Вторая ступень влечетъ за собою вновь увеличеніе числа пыльцеобразующихъ органовъ. Это увеличеніе можно объяснить отчасти тѣмъ, что число цвѣтовъ теперь уменьшилось, а главнымъ образомъ тѣмъ, что теперь впервые пыльцу начали переносить насѣкомыя. Первымъ побужденіемъ къ посѣщенію цвѣтовъ насѣкомыми послужило собираніе ими пыльцы для пищи. Въ этомъ отношеніи весьма поучительно то, что именно у *Monochlamydeae* вмѣстѣ съ анемофильными цвѣтами часто встрѣчаются энтомофильные цвѣты (у *Salicaceae*, *Ulmaceae*, у *Castanea* и др.), посѣщаемые насѣкомыми ради пыльцы, какъ пищи. Наиболѣе древній типъ между теперешними бабочками — *Eriosephala calthella*, пожираетъ пыльцу. Это приспособленіе къ перекрестному опыленію при помощи насѣкомыхъ, пожирающихъ пыльцу, и должно было вызвать появленіе такихъ цвѣтовъ, которые могли производить побольше пыльцы, чтобы часть ея можно было, не понижая вѣроятности оплодотворенія, пожертвовать насѣкомымъ“.

„Посѣщеніе же цвѣтовъ насѣкомыми означаетъ выступленіе важнаго фактора отбора, который содѣйствовалъ дальнѣйшему развитію тѣхъ цвѣтовъ, въ которыхъ часть тычинокъ оставалась плодущими, а часть превратилась въ органы привлеченія насѣкомыхъ (въ нектарники, яркіе лепестки). Вмѣстѣ съ тѣмъ была пройдена и третья ступень развитія цвѣтка покрытосѣменныхъ“.

„При такомъ экологическомъ объясненіи процессовъ

образованія цвѣтка у покрытосѣменныхъ“, говоритъ далѣ Веттштейнъ, „становится вполне понятнымъ, что, одновременно съ переходомъ со второй ступени къ третьей, мужской цвѣтокъ долженъ былъ превратиться въ обоеполюй цвѣтокъ. Посѣщеніе насѣкомыхъ только въ такомъ случаѣ полезно растенію, когда насѣкомое соприкасается не только съ тычинками, но и съ рыльцемъ; такъ какъ въ женскихъ цвѣтахъ первичныхъ средствъ привлеченія насѣкомыхъ нѣтъ (нѣтъ пыльцы, нѣтъ лепестковъ, превратив-

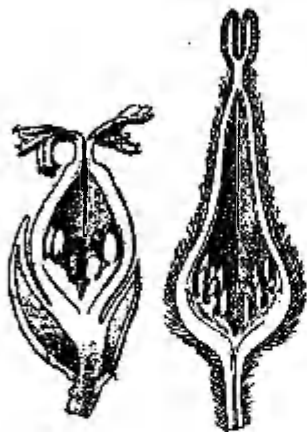


Рис. 382. Продольные разрѣзы пестиковъ: А — *Populus tremula* L., В — *Salix Caprea* L.

шихся изъ тычинокъ), то путемъ отбора должны были учащаться такіе случаи, въ которыхъ было соединеніе мужскихъ органовъ съ женскими, а это повело къ образованію обоеполага цвѣтка. Итакъ, начавшееся перенесеніе пыльцы насѣкомыми неминуемо повлекло за собою образованіе обоеполага цвѣтка“.

Данное Веттштейномъ объясненіе хода развитія не только дѣлаетъ понятнымъ возникновеніе обоеполости цвѣтка, но оно основывается на такихъ процессахъ, при которыхъ возможно, какъ онъ думаетъ, ея появленіе и морфологически. На фиг. 7—11 схемы Ветт-

штейна (см. рис. 366) изображено превращеніе очень простаго женскаго соцвѣтія или женскаго цвѣтка высокостоящаго голосѣннаго въ женскій цвѣтокъ наиболѣе простыхъ покрытосѣменныхъ (ср. рис. 370, В, 371, В). Подобно тому, какъ въ мужскомъ цвѣткѣ происходило соединеніе двухъ тычинокъ въ одну, такъ и здѣсь, по мнѣнію Веттштейна, нѣло срастаніе двухъ обособленныхъ плодолистиковъ въ одинъ пестикъ (см. рис. 382), который вначалѣ былъ еще (фиг. 8—10, рис. 366) окруженъ покровомъ изъ кроющихъ листьевъ, впоследствии же этотъ покровъ подвергся редуkcіи. „Если бы“, говоритъ Веттштейнъ, „мужской цвѣтокъ *Monochlamydeae* развился изъ одиночнаго цвѣтка, то трудно было бы представить, съ морфологической точки зрѣнія, появленіе въ немъ женскаго цвѣтка“ (а вѣдь въ этомъ

то и состоитъ, какъ полагаетъ Веттштейнъ, возникновеніе обоеполага цвѣтка); „при допущеніи же того, что мужской цвѣтокъ развился изъ соцвѣтія, возникновеніе въ его

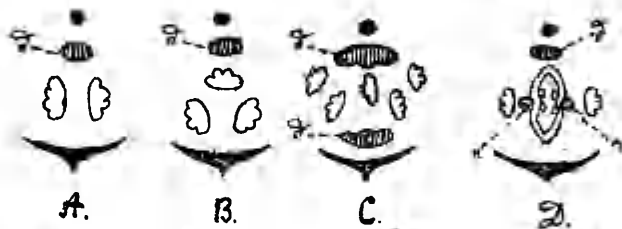


Рис. 383. Диаграммы цвѣтовъ ивъ: *A* — мужской цвѣтокъ *Salix Caprea* L., *B* — то же *Salix triandra* L., *C* — то же *Salix pentandra* L. (по Паксу), *D* — гермафродитный цвѣтокъ *Salix Caprea* L. (по Heinricher); *d* — дискъ, *n* — рыльце.

центрѣ упрощеннаго женскаго цвѣтка морфологически понятно“ (см. рис. 384).

Такое предположеніе о возникновеніи обоеполага цвѣтка покрытосѣменныхъ находить подтвержденіе, по мнѣнію Веттштейна, и въ томъ еще обстоятельствѣ, что, во-первыхъ, у нѣкоторыхъ семействъ *Monochlamydeae* (у *Urticaceae*, *Euphorbiaceae* и др.) встрѣчаются соцвѣтія съ весьма упрощенными цвѣтами, имѣющія въ центрѣ женскіе цвѣты, во-вторыхъ, въ томъ, что нерѣдко у *Monochlamydeae* между нормальными однополоыми цвѣтами,



Рис. 384. Обоеполое соцвѣтіе *Ephedra campylopora* (по Веттштейну). Видъ съ двухъ сторонъ. Въ нижней части мужскіе цвѣты, въ верхней — женскіе (Рисунокъ представляетъ ту стадію, когда трубочка покрова женскихъ цвѣтовъ еще не замѣтна). Увел. въ 6 разъ.

какъ мы видѣли на прежнихъ лекціяхъ, попадаютъ и цвѣты обоеполые (см. рис. 383). „То, что теперь возникаетъ случайно, могло возникать и въ давнопрошедшія времена и стать исходнымъ пунктомъ для развитія въ послѣдствіи типичнаго“ (ср. также рис. 384).

„Какъ только возникъ у покрытосѣменныхъ обоеполюй цвѣтокъ съ двойнымъ околоцвѣтникомъ (фиг. 5, 6, рис. 366), тотчасъ же дальнѣйшее развитіе каждой отдѣльной категоріи его органовъ могло пойти по различнымъ направленіямъ и привести къ тому разнообразію, которое мы находимъ теперь въ цвѣткѣ покрытосѣменныхъ. Развитію этого разнообразія способствовало, конечно, то обстоятельство, что на него не только вліяли различныя жизненныя условія, но также и отборъ при посредствѣ животнаго міра, который все обогащался формами“.

Въ заключеніе Веттштейнъ полагаетъ, что данное имъ объясненіе развитія цвѣтка покрытосѣменныхъ, по его морфологической допустимости и экологической ясности, вполне удовлетворяетъ раньше поставленнымъ имъ требованіямъ, а потому и не лишено нѣкотораго значенія. „Ничто не заставляетъ, однако“, говоритъ онъ, „предполагать, что выше очерченный ходъ развитія совершился сразу; наоборотъ, весьма вѣроятно, что онъ совершался въ нѣсколькихъ порядкахъ съ различными модификаціями“. Такъ, Веттштейнъ думаетъ, что группа порядковъ, начиная съ *Fagales* и кончая *Urticales*, представляетъ такой именно путь развитія; подобнымъ же образомъ развивались, по его мнѣнію, порядки *Centrospermae*, *Tricoccae*, *Polycarpicae*; наоборотъ, порядки, начиная съ *Proteales*, представляютъ второй путь, когда простой околоцвѣтникъ получилъ очень скоро вѣнчиковидныя особенности; у *Polygonales* обнаруживается стремленіе къ образованію двухъ круговъ въ околоцвѣтникѣ, благодаря сдвигу, происшедшему въ однокруговомъ околоцвѣтникѣ; въ порядкѣ же *Polycarpicae* обнаруживается кое-гдѣ стремленіе къ превращенію первичнаго околоцвѣтника въ „вѣнчикъ“ и къ образованію вторичной чашечки изъ прицвѣтниковъ.

Такова теорія Веттштейна происхожденія покрытосѣменныхъ растений изъ голосѣменныхъ, при чемъ исходнымъ типомъ всѣхъ покрытосѣменныхъ Веттштейнъ считаетъ, какъ мы видѣли, *Monochlamydeae* и оспариваетъ взгляды тѣхъ систематиковъ, которые за исходный типъ всѣхъ покрытосѣменныхъ признаютъ *Polycarpicae*, а *Monochlamydeae* считаютъ формами производными отъ первыхъ, происшедшими изъ нихъ путемъ регрессивнаго развитія

цвѣтка. При этомъ Веттштейнъ безусловно отрицаетъ возможность дифилетическаго происхожденія покрытосѣменныхъ.

Какъ въ общемъ ни красива и стройна сама по себѣ теорія Веттштейна происхожденія цвѣтка, меня лично она вполнѣ удовлетворить не можетъ. Что *Monochlamydeae*

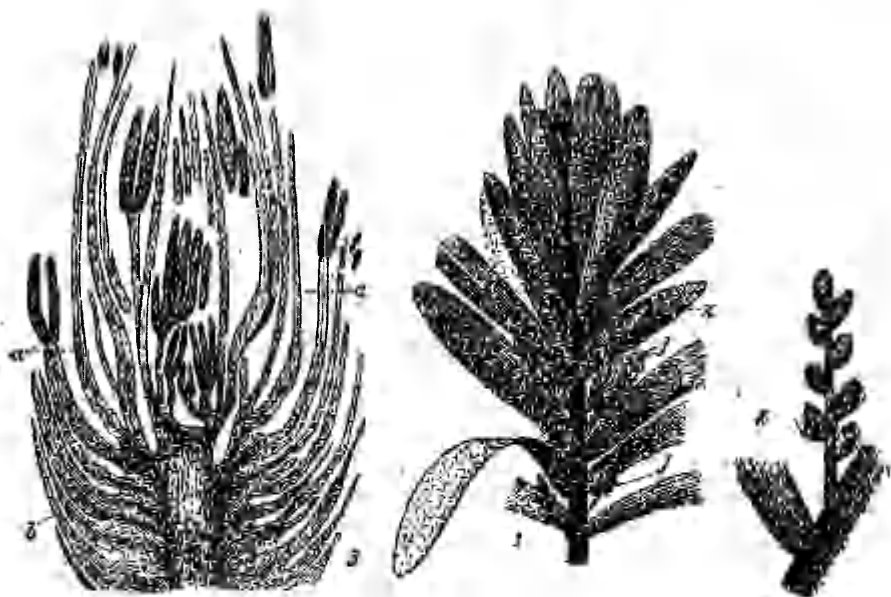


Рис. 385. Кордаиты — *Cordaites*: 1 — вѣтвь *Cordaites laevis* съ соцвѣтiami (J) и съ боковой вѣтвью (Z). 2 — часть той же вѣтви, несущая, вѣроятно, мужской побѣгъ. 3 — продольный шлифъ мужского побѣга (цвѣтка) *C. Penzance*: a — пылцелистики или микроспоролистики, b — кроющие листья. (Фиг. 1—2 — по Grand Eury, фиг. 3 — по Replat).

типъ начальный, это для меня вполнѣ ясно. Что простѣйшія *Monochlamydeae* произошли изъ голосѣменныхъ, также вполнѣ возможно, но только, по моему мнѣнію, ошибка Веттштейна заключается въ томъ, что онъ ищетъ исходные типы покрытосѣменныхъ среди высшихъ голосѣменныхъ, а я думаю, что искать ихъ слѣдуетъ гораздо дальше, въ глубинѣ вѣковъ и среди простѣйшихъ голосѣменныхъ, на примѣръ, хотя бы среди *Cordaitales* (см. рис. 385, 386, 387). Послѣдовательное развитіе трехъ ступеней цвѣтка покрытосѣменныхъ мотивировано Веттштейномъ весьма хорошо. Но развитіе первой ступени цвѣтка покрытосѣменныхъ изъ типа *Ephedra* черезъ типъ *Casuarina*, мнѣ

кажется, страдает большими натяжками, а разсуждение о томъ, что простѣйшій цвѣтокъ *Monochlamydeae* произошелъ изъ соцвѣтїя голосѣмннаго, по моему мнѣнїю, отзывается натур-философїей.



Рис. 386. Продольный шлифъ женскаго соцвѣтїя *Cordaites Williamsoni*: *a* — ось, *b* — безплодные листья, *s* — сѣмяпочка (по Renault).

Веттштейнъ отрицаетъ дифилетическое происхождение покрытосѣмнныхъ, однихъ — черезъ *Monochlamydeae*, другихъ — черезъ *Polycarpae*. Я же думаю, что покрытосѣмнныя возникли не монофилетично и не дифилетично, а полифилетично, и уже среди *Monochlamydeae* намѣчается нѣсколько независимыхъ другъ отъ друга, самостоятельныхъ филогенетическихъ путей развитїя простѣйшихъ цвѣтковыхъ растений.

Verticillatae (*Casuarinaceae*) трудно связать филогенетически съ *Ephedra* и вообще съ *Gnetales*. Это самостоятельная короткая вѣтвь покрытосѣмнныхъ, начало которой надо искать среди наиболѣе низшихъ голосѣмнныхъ, стоящихъ на рубежѣ между папоротникообразными и голосѣмными. Эта вѣтвь не даетъ переходовъ и къ низшимъ типамъ *Monochlamydeae*, не говоря вообще о высшихъ цвѣтковыхъ растенїяхъ. Такую же самостоятельную, но короткую филогенетическую вѣтвь представляетъ типъ *Saticales*; типъ *Piperalea* является третьей самостоятельной вѣтвью, дающей м. б. переходы къ нѣкоторымъ однодольнымъ растенїямъ. Наконецъ, порядки *Myricales*, *Juglandales*, *Fagales* и т. д. до *Centrospermae* образуютъ главный филогенетическій стволъ развитїя цвѣтковыхъ растений, корни котораго, однако, не среди высшихъ голосѣмнныхъ — *Ephedra* или

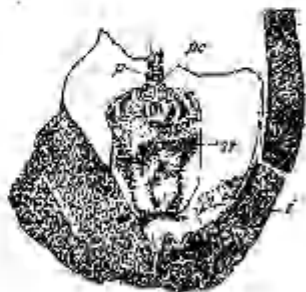


Рис. 387. Продольный шлифъ самцаго соцвѣтїя *Cordaites Grand Euryi*: *i* — интегументъ, *n* — nucellus, *pe* — пыльцевая камера, *p* — пыльцевое зернышко (по Renault).

вообще *Gnetales*, а гораздо глубже, среди низшихъ голосѣменныхъ. Пока намъ еще не извѣстны связующіе типы между низшими голосѣменными и этимъ основнымъ стволомъ *Monochlamydeae*. Но нѣтъ ничего невѣроятнаго, что современемъ палеонтологія м. б. и откроетъ намъ такія связующія формы между низшими голосѣменными и *Myricales*, *Juglandales* и другими *Mononchlamydeae*. Тогда происхожденіе *Monochlamydeae* будетъ для насъ настолько же ясно и очевидно, насколько ясно происхожденіе типа *Polycarpicae* двудольныхъ растений отъ старѣйшихъ голосѣменныхъ — *Bennettitales*, благодаря неожиданнымъ палеонтологическимъ открытіямъ послѣднихъ лѣтъ. Къ изученію отдѣла *Polycarpicae* двудольныхъ растений и родоначальнаго ихъ типа *Bennettitales* (среди голосѣменныхъ) намъ предстоитъ теперь перейти на слѣдующихъ лекціяхъ.

Лекція восемнадцатая.

Многоплодниковыя — *Polycarpicae*.

Подъ именемъ *Polycarpicae* современными систематиками понимается весьма крупная группа простѣйшихъ двудольныхъ растений, простота строенія цвѣтовъ которыхъ выражается, однако, совершенно иными признаками, чѣмъ у *Monochlamydeae*. *Polycarpicae* въ большинствѣ случаевъ имѣютъ крупные одиночные или сидящіе въ небольшомъ количествѣ несложными соцвѣтіями ярко окрашенные цвѣты (см. рис. 388, 389), приспособленные къ опыленію при помощи насѣкомыхъ, а не при помощи вѣтра; но здѣсь приспособленіе къ насѣкомоопыляемости стоитъ на очень низкой ступени развитія; б. ч. крупные цвѣты *Polycarpicae* открыты и доступны для посѣщенія различныхъ насѣкомыхъ, такъ что опыленіе цвѣтовъ происходитъ еще довольно безпорядочно и подвергнуто всевозможнымъ случайностямъ; у такихъ насѣкомоопыляемыхъ цвѣтовъ требуется поэтому образованіе большого количества пыльцы, да и завязей въ цвѣткѣ должно залагаться много. И дѣйствительно, мы видимъ, что основною особенностью цвѣтовъ *Polycarpicae* является неопредѣленное количество тычинокъ, обыкновенно очень большое ихъ количество (см. рис. 388, 389); такое большое количество тычинокъ въ одномъ цвѣткѣ при примитивномъ способѣ опыленія при помощи разнообразныхъ, безпорядочно посѣщающихъ цвѣтокъ насѣкомыхъ такимъ же образомъ обезпечиваетъ возможность перекрестнаго опыленія, какъ у голосѣменныхъ или низшихъ *Monochlamydeae*, въ особенности у сережкоцвѣтныхъ древесныхъ ра-

стеній, обезпечивается опыленіе образованіемъ большого количества пылцы мелкими примитивными цвѣточками, но собранными въ сложныя соцвѣтія. При вѣтроопыляемости у голосѣменныхъ и *Monochlamydeae* много пылцы теряется даромъ, не достигая своей цѣли, вслѣдствіе ненадежности самого агента, переносащаго пылцу, — вѣтра, и потому растенія эти должны производить большой запасъ пылцы, чтобы обезпечить

себѣ опыленіе, что и достигается соотвѣствующимъ строеніемъ и приспособленіями цвѣтовъ *Monochlamydeae*. У *Polycarpicae* хотя и происходитъ опыленіе главнымъ образомъ при помощи насѣкомыхъ, но б. ч. при помощи самыхъ разнообразныхъ и случайныхъ насѣкомыхъ, которые, посѣщая крупные, ярко окрашенные цвѣты *Polycarpicae* изъ-за самой пылцы или изъ-за меда, обра-

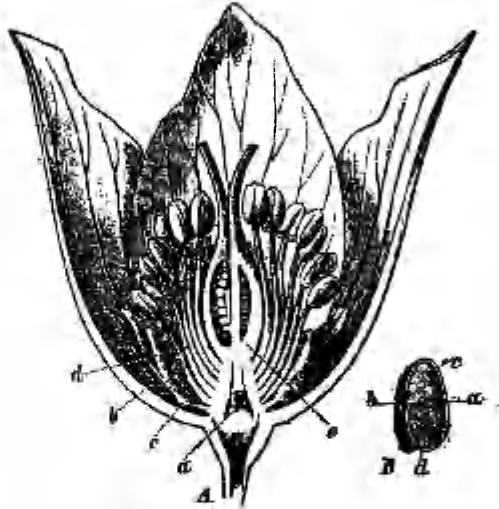


Рис. 388. *Helleborus niger* L. А—цвѣтокъ въ продольномъ разрѣзѣ: а — цвѣтоложе, b — цвѣточный покровъ, с — медовики, d — тычинки, e — пестики. В — сѣмя въ продольномъ разрѣзѣ: а — сѣменная кожура, b — гиле, с — эндоспермъ, d — зародышъ (по Berg и Schmidt).

зуемого въ особыхъ органахъ — нектарникахъ, не приспособились еще ни строеніемъ своимъ, ни образомъ жизни къ этимъ простѣйшимъ типамъ энтомофильныхъ цвѣтовъ и посѣщаютъ цвѣты *Polycarpicae* безъ всякаго порядка; эти случайные гости цвѣтовъ *Polycarpicae* могутъ занести пылцу на цвѣты совершенно другихъ растеній, и потому для цѣлей опыленія ихъ посѣщеніе цвѣтовъ можетъ и не имѣть желаемаго значенія, или случайно могутъ перенести плодотворную пылцу на другой цвѣтокъ того же вида и такимъ образомъ, какъ бы невзначай, могутъ содѣйствовать перекрестному опыленію; понятно поэтому, что какъ и при вѣтроопыляемости, такъ и здѣсь, въ этомъ первобытномъ способѣ опыленія при помощи

насъкомыхъ, цвѣтокъ долженъ обезпечить себѣ оплодотвореніе перепроизводствомъ какъ пыльцы, такъ и оплодотворяемыхъ органовъ, и мы видимъ у многочисленныхъ *Polycarpicae* въ цвѣтахъ огромное количество тычинокъ и огромное количество пестиковъ (см. рис. 388) (опять таки про запасъ: если не оплодотворятся случайно нѣкоторые изъ этихъ пестиковъ, то все же большинство изъ нихъ будетъ оплодотворено, и такимъ образомъ въ концѣ концовъ цвѣтокъ исполнить свое назначеніе). Замѣчательно при этомъ,

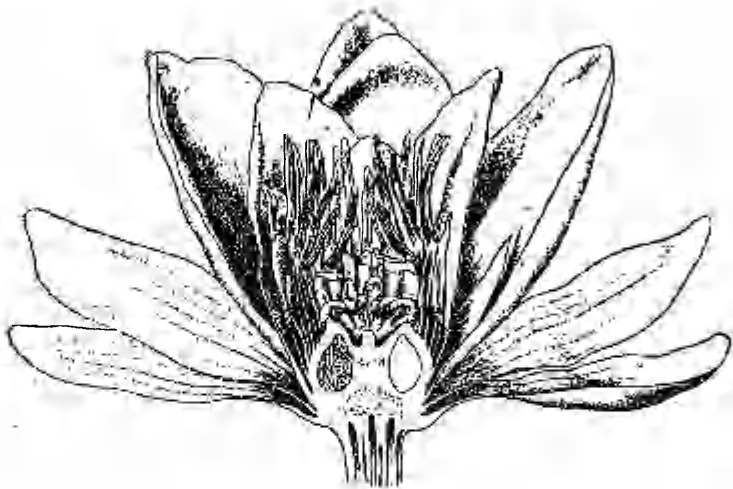


Рис. 389. Продольный разрѣзъ черезъ цвѣтокъ *Nymphaea alba* L. (по Веттштейну).

что большое количество тычинокъ и плодolistиковъ, наблюдаемое обыкновенно въ цвѣтахъ *Polycarpicae*, не есть результатъ расщепленія первоначально заложеннаго небольшого количества тычинокъ или плодolistиковъ, какъ это мы видѣли у высшихъ представителей ранѣе рассмотрѣнныхъ порядковъ отдѣла *Monochlamydeae*, а есть явленіе первичное. Ни явленія расщепленія органовъ цвѣтка, ни явленія атрофіи или редукии мы б. ч. въ этомъ отдѣлѣ простѣйшихъ двудольныхъ растений не наблюдаемъ, тогда какъ среди *Monochlamydeae* явленія эти встрѣчались намъ довольно часто. Въ типѣ цвѣтокъ *Polycarpicae* (см. рис. 388) имѣетъ болѣе или менѣе сильно развитой удлинённый конусовидный торъ, и на немъ въ акропетальномъ по-

рядкѣ, снизу вверхъ, располагаясь по спирали, появляются сначала въ большемъ (неопредѣленномъ) количествѣ листья околоцвѣтника, какъ органа защиты, а въ данномъ случаѣ и привлеченія наѣжкомыхъ, затѣмъ пылцелистики (тычинки) и, наконецъ, плодолистики. Плодолистики въ типичномъ случаѣ не срастаются другъ съ другомъ въ одинъ синкарпный пестикъ, а каждый изъ нихъ образуетъ свой пестикъ со многими, немногими или одной сѣмяпочкой въ завязи каждого пестика. Появляется такимъ образомъ въ цвѣткѣ апокарпный или поликарпный гинецей, весьма характерный для большинства, въ особенности болѣе примитивныхъ типовъ этого отдѣла двудольныхъ растений, откуда и названіе всего отдѣла — *Polycarpicae*, многоплодниковыя. Б. ч. ярко окрашенный многолистный цвѣточный покровъ *Polycarpicae* можетъ быть въ начальныхъ случаяхъ простымъ, вѣнчиковиднымъ, въ противоположность простому околоцвѣтнику *Monochlamydeae*, который у этихъ послѣднихъ обыкновенно чашечковидный или какъ бы состоитъ изъ собранія верхушечныхъ прицвѣтныхъ чешуй. У болѣе высоко-организованныхъ *Polycarpicae* цвѣточный покровъ двойной, состоитъ изъ чашечки и вѣнчика, но происхожденіе двойного покрова этихъ цвѣтовъ можетъ быть весьма различно. Или двойной покровъ дифференцируется изъ первоначально простого вѣнчиковиднаго покрова на наружный чашечковидный покровъ и внутренній вѣнчиковидный; тогда морфологически оба покрова очень не рѣзко отграничены другъ отъ друга и при спиральномъ расположеніи листьевъ околоцвѣтника на цвѣтоложѣ чашелистики постепенно переходятъ въ лепестки вѣнчика. Или первоначально простой вѣнчиковидный покровъ принимаетъ на себя роль чашечки, а вѣнчикъ образуется изъ наружныхъ спиралей андроцея, и тогда замѣчается самый постепенный переходъ отъ лепестковъ вѣнчика къ тычинкамъ (классическій примѣръ такого явленія мы видимъ въ цвѣткѣ водяной лиліи — *Nymphaea alba* L., см. рис. 389), или, наконецъ чашечковидный органъ можетъ образоваться изъ верхушечныхъ зеленыхъ листьевъ, изъ прицвѣтниковъ, и мы наблюдаемъ въ такомъ цвѣткѣ постепенный переходъ отъ верхушечныхъ листьевъ побѣга къ чашелистикамъ, но зато болѣе рѣзкую разницу между чашечкой и вѣнчикомъ даннаго

цвѣтка (классическій примѣръ этого мы видимъ въ цвѣткѣ *Paeonia* — см. рис. 436).

Итакъ, основной планъ строенія цвѣтка *Polycarpicae*



Рис. 390. Продольный разрѣзъ цвѣтка лютика — *Ranunculus sceleratus* L. (по Baillon), какъ примѣръ цвѣтка съ сильно выпуклымъ цвѣтоложемъ и съ неопредѣленнымъ количествомъ спирально-расположенныхъ органовъ цвѣтка.

— это расположенные въ акропетальномъ порядкѣ на сильно выпукломъ цвѣтоложѣ многочисленныя покроволистки, постепенно переходящія въ многочисленные спирально-расположенныя по тору тычинки и таковыя же свободныя плодолистки, образующія апокарпный многочленный гинецей (см. рис. 390 и 391). Ациклическое, спиральное расположеніе органовъ цвѣтка, ихъ неопредѣленное ко-

личество въ каждомъ изъ отдѣловъ цвѣтка, апокарпный гинецей, каждый пестикъ котораго состоитъ всего изъ одного плодолистика, по брюшному шву котораго сидятъ б. ч. многочисленные сѣмяпочки, отсутствіе въ типичномъ цвѣткѣ *Polycarpicae* законовъ кратныхъ отношеній и чередованія органовъ — все это несомнѣнно такія же признаки примитивной организации цвѣтка *Polycarpicae*, какъ простой чешуевидный покровъ цвѣтовъ низшихъ *Monochlamydeae*, неопредѣленное количество листиковъ этого чашечковиднаго покрова и пылцелистиковъ, противо-



Рис. 392. Диаграмма *Monochlamydeae*.

стоящія тычинокъ листикамъ околоцвѣтника и простая одиночная завязь, образованная изъ срастанія двухъ или нѣсколькихъ плодолистиковъ въ центрѣ такого примитивнаго цвѣтка *Monochlamydeae*, причемъ и въ этихъ простѣйшихъ цвѣткахъ *Monochlamydeae*, какъ мы знаемъ, не выражены еще основныя законы построенія цвѣтовъ — законы кратныхъ отношеній и чередованія органовъ.

Основная формула *Monochlamydeae*, это — $P_n A_n G_2$

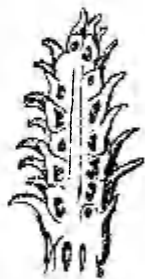


Рис. 391. Продольный разрѣзъ черезъ апокарпный гинецей *Magnolia Precia* Correa (по Веттштейну).

или ♂ $P_n A_n$ и ♀ $P_n G_2$; типичный плодъ *Monochlamydeae* — орѣшекъ. Диаграмма цвѣтка *Monochlamydeae* будетъ такая (см. рис. 392). Основная формула *Polycarpicae* будетъ $P_\infty A_\infty G_\infty$ или $K_\infty C_\infty A_\infty G_\infty$, при ациклическомъ или спиральномъ расположеніи органовъ на цвѣтоложѣ; типичный плодъ *Polycarpicae* — сложная листовка или мѣшечекъ; сложный орѣшекъ или многосѣмянка будетъ плодомъ производнымъ отъ перваго типа плода — путемъ атрофіи многочисленныхъ сѣмяпочекъ, расположенныхъ по брюшному шву (*v*) будущей листовки, до одной всего сѣмяпочки (см. рис. 393). Диаграмма цвѣтка *Polycarpicae* будетъ такая (см. рис. 394).

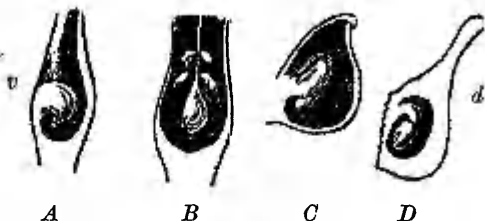


Рис. 393. Продольные разрѣзы завязи *Polycarpicae*, показывающіе постепенный переходъ отъ многосѣменной листовки къ односѣменной сѣмянкѣ: A, B — *Clematis*, C — *Ranunculus*, D — *Myosurus*; *v* — брюшной шовъ, *d* — спинной шовъ (по Вармингу).

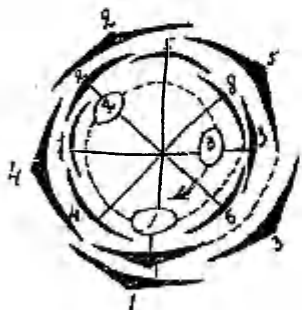


Рис. 394. Диаграмма цвѣтка *Polycarpicae* (*Adonis*): чашелистики расположены по формулѣ $\frac{2}{5}$, лепестки, тычинки и пестики по формулѣ $\frac{3}{8}$ (по Вармингу).

И тѣ, и другіе цвѣты, какъ они на первый взглядъ діаметрально ни противоположны другъ другу, однако же, несомнѣнно принадлежатъ первичнымъ типамъ покрытосѣменныхъ растений. Первичность цвѣтовъ *Monochlamydeae* выражается, главнымъ образомъ, въ примитивномъ устройствѣ чашечковиднаго покрова цвѣтка, въ неопредѣленномъ, но не большомъ, обыкновенно, количествѣ органовъ покрова и андроея, въ отсутствіи законовъ чередованія органовъ и кратныхъ отношеній; но синкарпическій гинецей съ одной всего сѣмяпочкой и плоды — орѣшки, обыкновенно наблюдаемые у *Monochlamydeae*, представляютъ признаки болѣе высокаго развитія, и въ этомъ отношеніи, согласно не разъ уже упоминаемому нами закону корреспондирующихъ стадій развитія, *Monochlamydeae* ушли дальше по пути эволюціи, чѣмъ въ осталь-

ныхъ частяхъ ихъ примитивнаго цвѣтка. У *Polycarpicae* примитивность строенія цвѣтовъ ихъ выражается ациклическимъ, спиральнымъ расположеніемъ органовъ цвѣтка, неопредѣленнымъ количествомъ и многочисленностью этихъ органовъ, которые возникаютъ въ акропетальномъ порядкѣ на цвѣтоложѣ, а не произошли путемъ расщепленія, апокарпическимъ гинецеемъ, состоящимъ изъ многихъ свободныхъ плодolistиковъ, съ большимъ количествомъ сѣмяпочекъ въ одной завязи, расположенныхъ по брюшному шву; все это признаки несомнѣнно древней, примитивной организаціи, которые, по моему мнѣнію, нельзя вывести изъ типа *Monochlamydeae*, которые свойственны низшимъ *Polycarpicae*, какъ самостоятельной, независимой отъ *Monochlamydeae* вѣтви развитія покрытосѣменныхъ растеній; и, подобно тому, какъ *Monochlamydeae* своимъ синкарпнымъ, б. ч. односѣменнымъ гинецеемъ опередили самихъ себя на пути эволюціи, такъ и *Polycarpicae* своимъ ярко-окрашеннымъ и почти съ самаго начала раздѣленнымъ на чашечку и вѣнчикъ околоцвѣтникомъ опередили и самихъ себя, и *Monochlamydeae* по пути эволюціи, оставаясь въ остальныхъ чертахъ организаціи своихъ цвѣтовъ еще на очень и очень низкой ступени развитія. Простое устройство цвѣтовъ *Monochlamydeae* и весьма часто встрѣчающаяся среди нихъ раздѣльнополость цвѣтовъ есть слѣдствіе еще долгое время остающагося среди нихъ приспособленія къ вѣтровому опыленію. Раздѣленіе цвѣточного покрова на чашечку и вѣнчикъ, сильное развитіе и яркость окраски послѣдняго, при прочихъ примитивныхъ признакахъ построенія цвѣтка *Polycarpicae*, есть слѣдствіе весьма ранняго, но крайне еще несовершеннаго приспособленія цвѣтка *Polycarpicae* къ опыленію при помощи насѣкомыхъ.

Разсматривая *Monochlamydeae*, мы видѣли, однако, какъ постепенно *Monochlamydeae* совершенствовались свой цвѣтокъ, переходя отъ вѣтроопыляемости къ насѣкомоопыляемости, и какъ они, наконецъ, выработали типичный цвѣтокъ большинства покрытосѣменныхъ растеній — циклическій, съ законами чередованія органовъ и кратныхъ отношеній, причемъ наиболѣе совершенный типъ такого цвѣтка выработался среди высшихъ *Centrospermae* — въ семействѣ *Caryo-*

phyllaceae, въ видѣ пятичленного пятициклическаго цвѣтка. Но, прежде чѣмъ *Monochlamydeae* достигли этого окончательнаго типа цвѣтка, хорошо приспособленнаго къ перекрестному опыленію при помощи наеѣкомыхъ, они неоднократно вырабатывали и типъ цвѣтка трехчленный, рѣже двучленный.

Мы увидимъ, знакомясь съ различными типами *Polycarpicae*, что хотя основной планъ ихъ цвѣтка ациклическій, многочленный, неопредѣленночленный, но въ своемъ прогрессивномъ развитіи они довольно быстро переходятъ отъ типа ациклическаго къ типу гемициклическому, когда часть органовъ цвѣтка располагается кругами, циклами, часть же (главнымъ образомъ въ андроцеѣ и гинецеѣ) остается на первоначальной ступени спиральнаго расположенія. Далѣе мы увидимъ, что если примитивнѣйшія *Polycarpicae* имѣютъ неопредѣленное и большое количество членовъ цвѣтка, то постепенно изъ нихъ начинаютъ вырабатываться, частью или всецѣло, типы съ опредѣленными количествами членовъ — цвѣты двучленные, очень часто, чаще, чѣмъ у *Monochlamydeae*, трехчленные цвѣты, и, наконецъ, какъ высшій типъ развитія цвѣтка *Polycarpicae*, получается пятичленный многоциклическій цвѣтокъ, изъ котораго въ концѣ концовъ, такъ же какъ и среди *Monochlamydeae*, вырабатывается, наконецъ, пятичленный пятициклическій цвѣтокъ, свойственный большинству высшихъ цвѣтковыхъ растений. При этомъ постепенно и здѣсь устанавливаются въ цвѣткѣ законы кратныхъ отношеній и чередованія органовъ. Наконецъ, обращаясь къ гинецею, мы увидимъ, что если въ типѣ у *Polycarpicae* гинецей апокарпный, многочленный, съ большимъ количествомъ расположенныхъ по брюшному шву сѣмяпочекъ въ каждой завязи, то у высшихъ формъ *Polycarpicae* вырабатывается либо апокарпный многочленный гинецей съ одной всего сѣмяпочкой въ каждой завязи, и тогда получается такой же плодъ—орѣшекъ, какъ онъ свойственъ большинству *Monochlamydeae*, либо гинецей дѣлается въ концѣ концовъ синкарпнымъ и образованнымъ изъ очень небольшого количества плодолистиковъ, низводится до одного всего пестика въ центрѣ цвѣтка, и такіе типы, на первый взглядъ, даже не логично относить къ *Polycarpicae*, ибо поликарпности, т. е. большого количества свободныхъ пестиковъ, у нихъ не

наблюдается. Но такіе однопестичные синкарпные цвѣты остальными признаками своими настолько тѣсно сближаются съ типичными *Polycarpicae*, переходъ отъ апокарпіи къ синкарпіи происходитъ въ ряду этомъ настолько постепенно, что выдѣлить эти неполикарпные типы изъ отдѣла *Polycarpicae* совершенно не возможно.

Въ отдѣлѣ *Polycarpicae*, какъ мы уже сказали, почти не проявляются столь часто встрѣчающіяся у *Monochlamydeae* явленія расщепленія или недоразвитія частей цвѣтка; но тѣмъ не менѣе и *Polycarpicae* не только развивались прогрессивно, но и регрессивно, и результатомъ такого регрессивнаго развитія являются типы *Polycarpicae* или съ



Рис. 395. Продольный разрѣзъ черезъ женскій цвѣтокъ *Schizandra coccinea* Michx. (изъ сем. *Mag-noliaceae*), съ апокарпнымъ гинецеємъ (по Baillon).

цвѣтами раздѣльнополыми (см. рис. 395), или съ цвѣтами однопокровными, или съ цвѣтами, приспособленными къ вѣтроопыляемости. Но если среди *Monochlamydeae* однопокровность, раздѣльнополость или вѣтроопыляемость есть, по моему мнѣнію, несомнѣнно явленіе первичное, что подтверждается и данными палеонтологіи, то у *Polycarpicae*, на-

оборотъ, можно б. ч. легко доказать, что ихъ однопокровность, раздѣльнополость или вѣтроопыляемость представляютъ явленія вторичныя; это слѣдствіе регрессивнаго развитія. Появленіе этихъ регрессивныхъ признаковъ можно объяснить себѣ, по моему мнѣнію, самостоятельнымъ происхожденіемъ *Polycarpicae* отъ голосѣменныхъ и раннимъ ихъ приспособленіемъ къ насѣкомоопыляемости; но, мнѣ кажется, что выводить *Polycarpicae* изъ *Monochlamydeae*, черезъ порядокъ *Natamelidales* изъ порядка *Urticales*, какъ то дѣлаетъ Ветштейнъ, такъ же неестественно и натянуто, какъ неестественна и притянута за волосы теорія Галлье о происхожденіи всѣхъ вообще цвѣтковыхъ растений, въ частности и *Monochlamydeae*, изъ *Polycarpicae*, при чемъ происхожденіе ихъ изъ *Polycarpicae* онъ объясняетъ тѣми же явленіями регрессивнаго развитія упрощенныхъ формъ, которыя мы наблюдаемъ въ самомъ отдѣлѣ *Polycarpicae*. Но тамъ, среди *Polycarpicae*, вывести упрощенныя формы, приспособленныя, напримѣръ, къ

вътроопыляемости, или раздѣльнополая весьма легко и ясно. Для болѣе широкаго же обобщенія этого явленія на всѣ *Monochlamydeae* не только нѣтъ никакихъ положительныхъ данныхъ, но такое обобщеніе, какъ я вамъ уже не разъ указывалъ, прямо противорѣчитъ даннымъ растительной палеонтологіи.

Изъ предыдущаго вы видите, что охарактеризовать *Polycarpicae* однимъ общимъ діагнозомъ весьма трудно. *Polycarpicae*, объединяя, по словамъ Веттштейна, семейства, несомнѣнно связанныя между собой генетически, являются весьма естественной группой. Морфологическое различіе между наиболѣе развитыми и первоначальными формами весьма велико, чѣмъ затрудняется рѣзкая характеристика этой группы. Но это — участь всѣхъ филогенетически ясныхъ группъ. Вармингъ, Веттштейнъ, Энглеръ подъ именемъ *Polycarpicae* или *Banales* (Энглеръ) объединяютъ въ одинъ рядокъ цѣлый рядъ близко родственныхъ и несомнѣнно филогенетически тѣсно связанныхъ между собою семействъ. Вармингъ причисляетъ 12 семействъ къ этому порядку, Энглеръ—17, Веттштейнъ—цѣлыхъ 23 семейства, часть которыхъ Энглеромъ относится въ другіе порядки и ставится въ совершенно иныя мѣста его системы. Такъ, семейства, входящія въ составъ порядковъ *Aristolochiales* и *Sarraceniales* Энглера, Веттштейнъ относитъ также къ *Polycarpicae*.

Лотси, вслѣдъ за Галлье, подъ именемъ *Polycarpicae* подразумѣваетъ не одинъ рядокъ, а цѣлыхъ 7 самостоятельныхъ порядковъ, и такое обобщеніе кажется мнѣ болѣе цѣлесообразнымъ. Галлье называетъ всю эту группу „*Proterogenen*“, простѣйшія покрытосѣменные растенія. Эти „*Proterogenen*“ филогенетически Галлье выводитъ изъ древнѣйшихъ голосѣменныхъ—*Bennettitales*, а изъ „*Proterogenen*“, съ одной стороны, производитъ однодольныя растенія, съ другой же стороны—всѣ остальные двудольныя (включая и *Monochlamydeae*, какъ формы редуціонныя отъ различныхъ типовъ настоящихъ двудольныхъ), которыя онъ объединяетъ подъ общимъ именемъ *Saxifragenen*.

Филогенетическая схема происхожденія покрытосѣменныхъ растеній, по Галлье, будетъ, слѣдовательно, построена такъ (см. рис. 396).

Въ нижеслѣдующемъ изложеніи, подъ именемъ *Polycarpicae* я буду подразумѣвать, вмѣстѣ съ Галлье и

Лотси, не отдѣльный порядокъ, а цѣлую группу порядковъ низшихъ покрытосѣменныхъ, гомологичную группѣ *Monochlamydeae*, которую мы, въ общихъ чертахъ, уже разсмотрѣли, и, по моему представлению, филогенетическая схема цвѣтковыхъ растений — *Anthophytae* должна въ самыхъ общихъ чертахъ вылиться въ слѣдующемъ видѣ (см. рис. 397):

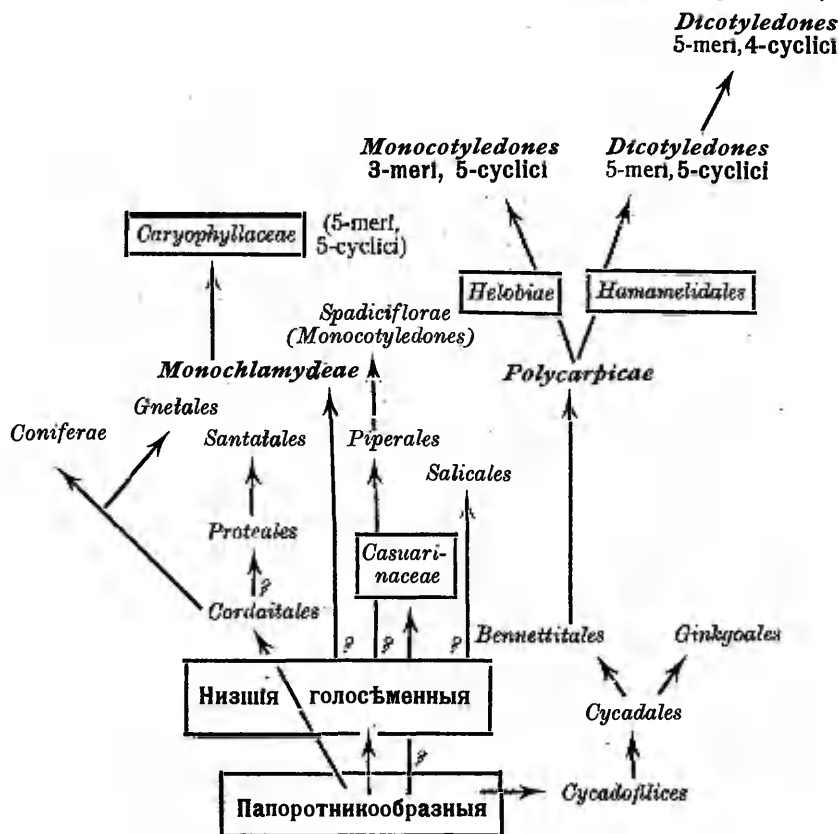


Рис. 397. Филогенетическая схема развития антофитныхъ растений (по Н. И. Кузнецову).

Къ отдѣлу *Polycarpicae* Лотси и Галлье относятъ порядки: *Anonales*, *Piperales*, *Ranales*, *Nepenthales*, *Aristolochiales*, *Rhoeadales* и *Hamamelidales*. Я присоединилъ бы сюда еще порядокъ *Helobiae* изъ однодольныхъ растеній, который, по строенію своихъ цвѣтовъ и б. ч. апокарпному гинецею, представляетъ настоящія *Polycarpicae*; но о порядкѣ *Helobiae* мы въ настоящее время говорить не будемъ, такъ какъ

цѣлесообразнѣе его разсмотрѣть при изученіи происхожденія однодольныхъ растений; точно такъ же и порядокъ *Hamamelidales* лучше изучить при разсмотрѣніи исторіи развитія настоящихъ пятичленныхъ пятициклическихъ двудольныхъ растений. Что касается порядка *Piperales*, то мы его уже изучили. вмѣстѣ съ Энглеромъ и Веттштейномъ я считаю порядокъ этотъ стоящимъ весьма обособленно въ системѣ и думаю, что едва-ли его можно производить отъ *Polycarpicae*, какъ то дѣлають Галлье и Лотси; что касается филогенетической связи съ *Piperales* нѣкоторыхъ простѣйшихъ однодольныхъ, которыя можно объединить подъ общимъ именемъ *Spadiciflorae*, то такая филогенетическая связь, подробно проведенная Лотси въ его интересныхъ лекціяхъ, мнѣ лично весьма симпатична, и въ этомъ отношеніи я вполнѣ примыкаю къ этому автору. Но относительно этой филогенетической связи *Spadiciflorae* съ *Piperales* мы скажемъ современемъ, при болѣе подробномъ изученіи однодольныхъ растений. Такимъ образомъ изъ выше перечисленныхъ порядковъ группы *Polycarpicae* остаются для болѣе детальнаго разсмотрѣнія порядки: *Anonales*, *Ranales*, *Nepenthales*, *Aristolochiales* и *Rhoeadales*. Мы подробнѣе остановимся на изученіи первыхъ двухъ порядковъ и послѣдняго порядка — *Rhoeadales*. Эти три порядка представляютъ, какъ вы увидите дальше, дѣйствительно, такой же непрерывный, постепенный рядъ развитія отъ простѣйшихъ къ сложнѣйшимъ, какой мы видѣли среди *Monochlamydeae* въ порядкахъ -- *Myricales*, *Juglandales*, *Fagales*, *Urticales*, *Centrospermae*, и такъ же, какъ и тамъ, порядки *Anonales*, *Ranales*, *Rhoeadales*, начинаясь наиболѣе примитивными типами съ ациклическими многочленными цвѣтами, постепенно ведутъ насъ къ типичному двудольному растенію съ цвѣтами четырехъ-, пятичленными пятициклическими. Что касается порядковъ *Nepenthales* и *Aristolochiales*, то я вполнѣ согласенъ съ Веттштейномъ, Галлье и Лотси, которые ставятъ эти два порядка филогенетически близко къ остальнымъ представителямъ отдѣла *Polycarpicae*. Но оба эти порядка представляютъ лишь боковыя вѣтви главнаго ствола развитія цвѣтковыхъ растений, а потому мы на нихъ долѣе останавливаться здѣсь не будемъ.

Лекція девятнадцатая.

Аноноцвѣтныя — Anonales.

Къ порядку *Anonales*, заключающему наиболѣе древнихъ представителей *Polycarpicae*, могутъ быть отнесены слѣдующія 11 семействъ: *Magnoliaceae*, *Trochodendraceae*, *Cercidiphyllaceae*, *Lactoridaceae*, *Anonaceae*, *Myristicaceae*, *Calycanthaceae*, *Gomortegaceae*, *Monimiaceae*, *Lauraceae* и *Hernandiaceae*. Кромѣ того, въ новѣйшее время Веттштейномъ, Галле и Лотси къ порядку этому относится еще небольшое семейство *Canellaceae*, причисляемое, однако же, Энглеромъ къ порядку *Parietales*, изъ группы настоящихъ двудольныхъ растений. Очень трудно рѣшить вопросъ, которое возрѣніе въ данномъ случаѣ правильнѣе, Энглера или новѣйшихъ авторовъ, но во всякомъ случаѣ семейство *Canellaceae* несомнѣнно служить типомъ переходнымъ между *Polycarpicae* и порядкомъ *Parietales*, а такъ какъ сѣмяпочки въ завязи расположены въ семействѣ этомъ постѣнно, то я предпочитаю, вмѣстѣ съ Энглеромъ, относить его къ *Parietales*.

Семейство *Magnoliaceae* — магноліевыхъ является въ особенности замѣчательнымъ и интереснымъ семействомъ, какъ по строенію своихъ цвѣтовъ и другихъ морфологическихъ признаковъ, такъ по современному и прежнему географическому своему распространенію, несомнѣнно указывающему, что въ лицѣ *Magnoliaceae* мы имѣемъ очень древній типъ цвѣтковыхъ растений. Многимъ изъ васъ, вѣроятно, извѣстны магноліи (см. рис. 398), съ ихъ одиночными, крупными, роскошными цвѣтами (см. рис. 399), издающими иногда одуряющій, иногда ласкающій лимонный аромат. Это—красивыя

деревья или кустарники съ вѣчнозелеными, кожистыми или опадающими, широкими, цѣльнокрайними листьями, съ прилистниками, разрастающимися въ видѣ чехловъ (*ochrea*), какъ у *Ficus*'а, вокругъ вышестоящаго, болѣе молодого листа, имѣющаго складчатое почкосложеніе. Когда новые листья



Рис. 398. *Magnolia Kobus* D C. въ Ботаническомъ Саду въ Токіо (по фотографіи П. В. Сюзева).

распускаются, они сбрасываютъ эту *ochrea*, въ видѣ башлыка или колпачка, и у основанія листа, на стеблѣ остается тогда кольцевой слѣдъ такъ же, какъ и у *Ficus*'а. Крупные одиночные на концахъ вѣтвей цвѣты (см. рис. 399) имѣютъ пышный околоцвѣтникъ, состоящій изъ многихъ лепестковъ, расположенныхъ въ нѣсколько цикловъ; б. ч. у магноліи три трехчленныхъ круга такихъ лепестковъ, при чемъ наружный кругъ чашечковидный или тоже такой же лепестковидный, какъ и

остальные круги; но нерѣдко у магноліи бываетъ лепестковъ этихъ гораздо больше, въ неопредѣленномъ количествѣ; лепестки окрашены въ бѣлый, розоватый или желтоватый цвѣтъ и придаютъ всему цвѣтку весьма красивый видъ. Нѣкоторыя магноліи цвѣтутъ ранней весной, до распускашя листьевъ, и тогда такой кустарникъ или дерево, все усаженное крупными многолепестковыми цвѣтами, съ различными оттенками лепестковъ, отъ чисто-бѣлаго до темно-розоваго, и

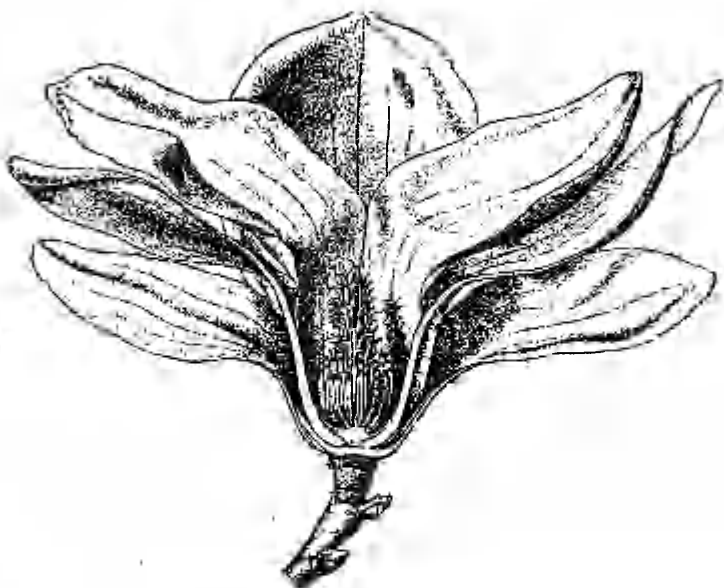


Рис. 399. Продольный разрѣзъ черезъ цвѣтокъ *Magnolia Precia* Соггеа (по Веттштейну): цвѣтокъ ациклическій съ неопредѣленнымъ количествомъ покроволистиковъ, тычинокъ и плодолистиковъ.

лишенное зелени, имѣетъ весьма оригинальный и красивый видъ. У другихъ магноліи, цвѣтущихъ лѣтомъ, сквозь сочную зелень ихъ кожистой, темнозеленой, глянцовой листы тутъ и тамъ, долго въ течение лѣта выглядываютъ такіе крупные, точно искусственно изъ фарфора сдѣланные цвѣты, издающие тонкій лимонный ароматъ. Кто изъ васъ бывалъ, на примѣръ, на южномъ берегу Крыма, тотъ могъ въ садахъ Ялты, Алупки и другихъ южныхъ курортовъ любоваться этими красивыми вѣчнозелеными деревьями, съ успѣхомъ культивируемыми какъ по побережью Чернаго моря, такъ и вездѣ въ южной Европѣ, по берегамъ Средиземнаго моря.

Внутри крупныхъ цвѣтовъ магноліи имѣется длинное конусообразное цвѣтоложе (см. рис. 400), усаженное многочисленными спирально-расположенными тычинками. Тычинки магноліи имѣютъ очень короткія утолщенные нити (см. рис. 399) и длинные пыльцевые мѣшки, заканчивающіеся широкимъ расширеніемъ нити или связника; листовая натура тычинки магноліи выражена гораздо яснѣе, чѣмъ у большинства другихъ цвѣтковыхъ растений, и представляетъ хороший примѣръ того, что тычинка есть не что иное, какъ микроспоролистикъ, какъ метаморфозированный плодущій листъ, что уже давно установлено поэтомъ и натурфилософомъ Гёте. На томъ же удлиннномъ цвѣтоложѣ (см. рис. 400) сидитъ большое число

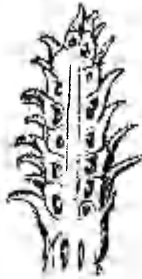


Рис. 400. Продольный разрѣзъ черезъ апокарпный гинецей *Magnolia Precia* Correa (по Веттштейну).

почти свободныхъ пестиковъ, сросшихся между собою лишь основаніями. Каждый пестикъ заканчивается крючковиднымъ рыльцемъ, имѣетъ одногнѣздную завязь, и въ каждой завязи или по двѣ сѣмяпочки, или даже по шести и больше. Отцвѣтшая магнолія сбрасываетъ свой нарядный брачный уборъ: постепенно опадаютъ ея лепестки и тычинки, а завязи разрастаются въ сборный плодъ (см. рис. 401). Каждый плодикъ при окончательномъ созрѣваніи вскрывается по спинному и брюшному шву, и тогда изъ открывшейся листовки этой на эластическихъ нитяхъ, образованныхъ сосудистыми пучками сѣмяножки (funiculus) и сѣменнаго шва (raphae) еще долго висятъ красныя, снаружи сочныя, точно ягоды, сѣмена этихъ растений. Внѣшняя кожа этихъ сѣмянъ мясистая (весьма рѣдкое явленіе), отчего и имѣютъ они видъ красныхъ ягодъ.

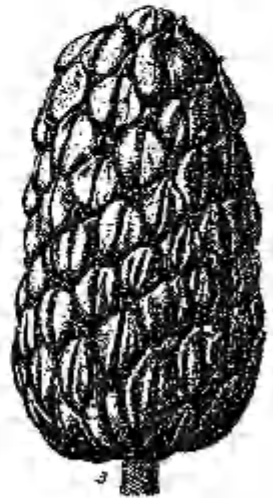


Рис. 401. Сборный плодъ *Magnolia grandiflora* L. (по Веттштейну).

Въ настоящее время магноліи въ дикомъ состояніи встрѣчаются въ тропической и восточной Азии и въ приатланти-

ческих штатахъ Сѣверной Америки. Ихъ извѣстно до 21-го вида. Въ культурномъ состояніи и въ оранжереяхъ магноліи изъ-за красивыхъ цвѣтовъ разводятся во многихъ мѣстностяхъ земного шара. Въ Гималаѣ магноліи встрѣчаются въ дикомъ состояніи въ лѣсахъ до 3300 метровъ н. ур. м., много видовъ имѣется въ лѣсахъ Японіи. Географическое распространѣніе магнолій напоминаетъ намъ географическое распространѣніе многихъ другихъ древесныхъ породъ, имѣвшихъ въ третичный періодъ широкое циркумполярное географическое распространѣніе въ сѣверномъ полушаріи, но нынѣ вымершихъ вездѣ и сохранившихся лишь въ такихъ странахъ, гдѣ климатическія условія не измѣнились или очень мало измѣнились со временъ третичнаго періода. Такими классическими мѣстностями на земномъ шарѣ, гдѣ древняя третичная флора живьемъ сохранилась съ незапамятныхъ временъ, являются восточная, отчасти южная Азія и приатлантическіе штаты Сѣверной Америки. Въ этихъ странахъ и обитаютъ нынѣ магноліи въ дикомъ состояніи. Подобное географическое распространѣніе имѣетъ семейство *Juglandaceae*, какъ вы легко припомните изъ моихъ лекцій; и вы помните, конечно, что въ третичныя эпохи *Juglandaceae* были распространены гораздо шире по земному шару, шли гораздо дальше на сѣверъ, имѣли циркумполярное географическое распространѣніе и были представлены большимъ количествомъ видовъ. Совершенно то же самое видимъ мы и у магнолій. Если нынѣ извѣстно всего около 20 видовъ этого рода, то въ ископаемомъ состояніи найдено уже около 30 видовъ магнолій, и не только въ видѣ отпечатковъ листьевъ, но и въ видѣ плодовъ. Магноліи извѣстны въ ископаемомъ состояніи изъ отложеній мѣлового и третичнаго періодовъ, и не только существовали онѣ тогда въ Сѣверной Америкѣ и Японіи, но и въ Гренландіи, на Шпицбергенѣ, на островѣ Сахалинѣ, во всей Европѣ и Австраліи, гдѣ въ настоящее время въ дикомъ состояніи деревья эти безусловно отсутствуютъ, и гдѣ, какъ на Шпицбергенѣ или въ Гренландіи, они выдерживать современный тамошній климатъ, конечно, не могутъ. Большинство ископаемыхъ магнолій морфологически весьма близки къ сѣверо-американской *Magnolia grandiflora* L. Это показываетъ намъ, что типъ современныхъ магнолій существуетъ издавна, со временъ мѣлового періода.

Къ магноліи близокъ другой родъ — *Liriodendron* L. или тюльпанное дерево (см. рис. 402). Красивое гигантское дерево, охотно культивируемое въ садахъ и паркахъ Европы; у него оригинальные, на концѣ притупленные, четырехлопастные, кожистые, сбрасываемые на зиму листья;



Рис. 402. *Liriodendron tenebrosum*: 1 — общій видъ, 2, 3 — тычинки спереди и сзади, 4 — гинецей, 5 — сборный плодъ, 6 — отдѣльный плодикъ, 7 — продольный разрѣзъ нижней части плодика (по Н о о к е р у, Icones, tab. 2785).

цвѣтеть лѣтомъ послѣ облиствешя; цвѣты оранжево-желтые, напоминающие издали какъ бы крупные тюльпаны. Околоцвѣтникъ трехчленный трехкруговой; 3 наружныхъ лепестка чашечковидны, во время цвѣтешя загнуты назадъ, 6 внутреннихъ оранжево-желтыхъ лепестковъ прямостоячіе, образуютъ бокаль, въ видѣ тюльпана, а внутри, на очень длинномъ, коническомъ цвѣтоложѣ, внизу имѣется большое количество спирально-расположенныхъ листовидныхъ тычинокъ

(см. рис. 402, 2, 3) такъ же, какъ и у магноліи, съ короткими нитями, длинными пыльниками и расширенными наверху связниками, и огромное количество совершенно свободныхъ спирально - расположенныхъ пестиковъ (см. рис. 402, 4, 5). Плодъ тюльпаннаго дерева — сборный (см. рис. 402, 5, 403), состоитъ изъ односѣменныхъ крылатыхъ орѣховъ (см. рис. 402, 6, 7 и 404), сидящихъ на разросшемся торѣ. Тюльпанное дерево нынѣ въ дикомъ состояніи встрѣчается въ одномъ всего видѣ въ приатлантическихъ штатахъ Сѣверной Америки, гдѣ принадлежитъ къ замѣчательнымъ гигантамъ - деревьямъ дѣвственныхъ лѣсовъ Мариланда и Виргиніи. Недавно въ Китаѣ, въ провинціи Кіянгси, открытъ былъ второй видъ этого рода, настолько, однако, близкій къ сѣверо-американскому *Liriodendron tulipifera* L., что его можно было бы разсматривать лишь, какъ географическую разновидность послѣдняго, если бы не столь разъединенные ареалы распространенія обѣихъ формъ.



Рис. 403. Сборный плодъ *Liriodendron tulipifera* L. (по Веттштейну).



Рис. 404. Продольный разрѣзъ плодика *Liriodendron tulipifera* L. (по Веттштейну).

Liriodendron существуетъ на земномъ шарѣ издавна. Въ мѣловыхъ отложеніяхъ Сѣверной Америки, въ штатѣ Небраска, и въ Гренландіи найдены были два вымершихъ вида этого дерева — *L. primævum* Newb. и *L. Maakii* Heeg. Въ миоценовыхъ отложеніяхъ верхней Италіи, Швейцаріи и Исландіи найденъ былъ третій видъ этого дерева — *L. Procaccinii* U p g. Всѣ три ископае-

мыхъ вида морфологически весьма близки къ нынѣ живущему въ Сѣверной Америкѣ и Китаѣ *L. tulipifera* L. Изслѣдованія Веггу ископаемыхъ *Liriodendron* овъ показываютъ, что своеобразное очертаніе листьевъ этого дерева приобрѣтено имъ въ новѣйшія геологическія времена. Самыя древнія ископаемыя формы имѣли листья простые, овальные или удлинненные, цѣльные, цѣльнокрайніе, какъ у магноліи, и только постепенно, приближаясь къ современной эпохѣ, листья

тюльпаннаго дерева дѣлались все болѣе и болѣе притупленными на концѣ и все болѣе и болѣе четырехлопастными, пока и не вылились въ ту форму, какая свойствена нынѣ живущему тюльпанному дереву, и которая придаетъ ему весьма оригинальный внѣшній видъ.

Въ западномъ Закавказьѣ, на берегу Чернаго моря, близъ поста Головинскаго, въ 1889 году мнѣ пришлось во время путешествія натолкнуться на одинъ экземпляръ гигантскаго тюльпаннаго дерева въ совершенно дикой мѣстности, среди первобытной природы. Я не думаю, конечно, что *Liriodendron* въ Закавказьѣ встрѣчается дико; очевидно, это одинъ изъ остатковъ прежней высокой культуры нашего Черноморскаго побережья. Но чувствуетъ себя здѣсь тюльпанное дерево не хуже, чѣмъ у себя на родинѣ, и это вполне понятно, такъ какъ Понтійская провинція Закавказья во многомъ, по климатическимъ условіямъ своимъ, напоминаетъ Японію, Китай или приатлантическіе штаты Сѣверной Америки.

Вы видите, что магнолія и тюльпанное дерево своимъ оригинальнымъ географическимъ распространеніемъ теперь и въ былыя давно прошедшія времена, своимъ примитивнымъ устройствомъ цвѣтовъ возвращаютъ насъ къ такимъ исходнымъ типамъ покрытосѣменныхъ растений, которые мы давно уже оставили было позади себя. Подобно *Myrica*, *Juglandales*, *Fagales*, магнолія и тюльпанное дерево—это пережитки временъ очень и очень далекихъ; это живые потомки свидѣтелей мѣлового періода, когда только что начали вообще появляться на земномъ шарѣ цвѣтковые растенія (покрытосѣменные, конечно). Но примитивный типъ строенія цвѣтка этихъ двухъ деревьевъ совершенно иной, чѣмъ примитивный типъ строенія цвѣтовъ упомянутыхъ сережкоцвѣтныхъ. Тамъ — мелкіе невзрачные цвѣточки, собранные въ богатыя сережчатые соцвѣтія, отлично приспособленные къ вѣтровому опыленію; здѣсь—крупные одиночные красивые цвѣты, приспособленные хотя бы и къ весьма примитивному, но все же къ опыленію при помощи насѣкомыхъ; и дѣйствительно, наблюдая цвѣтушую магнолію или тюльпанное дерево, вы въ крупныхъ бокалахъ и вѣнчикахъ ихъ цвѣтовъ всегда найдете большое количество мошекъ, жучковъ и другихъ насѣкомыхъ, копошащихся среди многочисленныхъ

сближенныхъ другъ съ другомъ тычинокъ; перелетая съ цвѣтка на цвѣтокъ, могутъ насѣкомыя эти, хотя бы невзначай, занести плодотворную пыльцу съ одного цвѣтка на другой и тѣмъ невольно способствовать ихъ перекрестному опыленію.

Семейство *Magnoliaceae*, кромѣ магноліи и тюльпаннаго дерева, заключаетъ въ себѣ еще нѣсколько родовъ; всего въ немъ 9 родовъ и до 100 видовъ. Это все древесныя породы съ весьма примитивнымъ строеніемъ цвѣтовъ — многочленныхъ, гемициклическихъ, т. е. одни органы у нихъ расположены циклически, другіе — спирально. Онѣ встрѣчаются подъ тропиками какъ въ Азіи, такъ и въ Америкѣ, но безусловно отсутствуютъ въ Африкѣ. На сѣверъ распространены онѣ до Гималаевъ и Японіи въ Азіи, въ Америкѣ преобладаютъ въ приатлантическихъ штатахъ Сѣверной Америки, а родъ *Drimys* (10 видовъ) распространенъ въ Америкѣ, начиная съ Мексики и на югъ до Магелланова пролива, въ горахъ Южной Америки, 4 его вида встрѣчаются въ Новой Голландіи, 2 въ Новой Зеландіи и по 1 виду въ Новой Каледоніи, Новой Гвинее и на островѣ Борнео. Родъ *Illicium* (см. рис. 405), насчитывающій въ себѣ 7 видовъ, распространенъ въ южныхъ приатлантическихъ штатахъ Сѣверной Америки (2 вида), въ Передней Индіи (2 вида) и въ Китаѣ и Японіи (3 вида), но въ третичныхъ отложеніяхъ Сѣверной Америки и Англіи найденъ родъ этотъ въ ископаемомъ состояніи, а въ пліоценовыхъ отложеніяхъ Новой Голландіи (Австраліи) найденъ хорошо сохранившійся плодъ ископаемаго рода *Illicites astrocarpus* F. v. Müll., очевидно, весьма близкаго къ современному роду *Illicium*. Какъ во всѣхъ древнихъ типахъ, роды и виды магноліевыхъ морфологически разграничены довольно хорошо; полиморфныхъ типовъ среди семейства этого нѣтъ. Все семейство распа-



Рис. 405. Сборный плодъ *Illicium vetum* (по Веттштейну).



Рис. 406. Продольный разрѣзъ черезъ женскій цвѣтокъ *Schizandra coccinea* Michx. (изъ сем. *Magnoliaceae*), съ апокарпнымъ гинецеемъ (по Baillon).

ной Америки (2 вида), въ Передней Индіи (2 вида) и въ Китаѣ и Японіи (3 вида), но въ третичныхъ отложеніяхъ Сѣверной Америки и Англіи найденъ родъ этотъ въ ископаемомъ состояніи, а въ пліоценовыхъ отложеніяхъ Новой Голландіи (Австраліи) найденъ хорошо сохранившійся плодъ ископаемаго рода *Illicites astrocarpus* F. v. Müll., очевидно, весьма близкаго къ современному роду *Illicium*. Какъ во всѣхъ древнихъ типахъ, роды и виды магноліевыхъ морфологически разграничены довольно хорошо; полиморфныхъ типовъ среди семейства этого нѣтъ. Все семейство распа-

дается на 3 подсемейства: *Magnolieae*, съ 4-мя родами, *Schizandreae*, съ 2-мя родами, очень близкими между собою, и *Illici*, съ 3-мя родами. *Schizandreae* — это вьющеся ку-

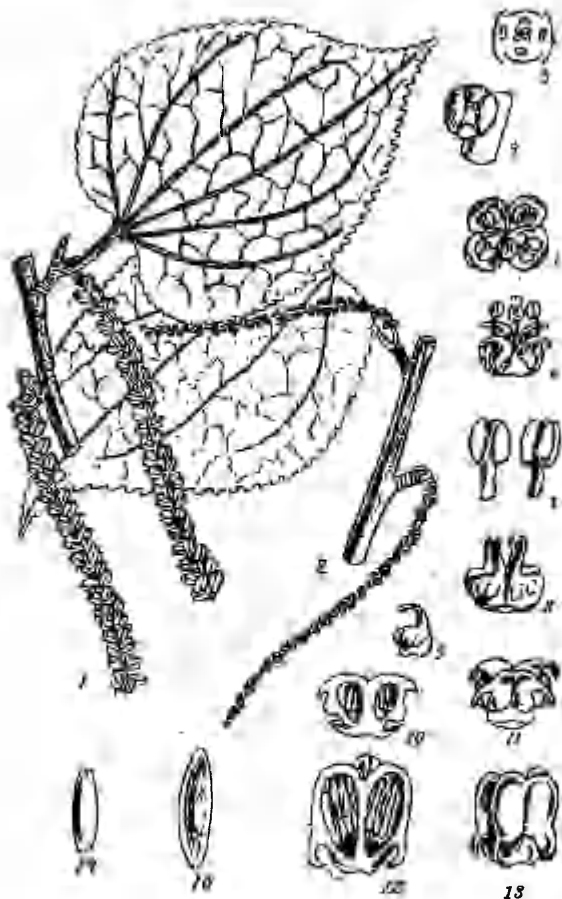


Рис. 407. *Tetracentron* (по Oliver): 1, 2 — вѣтви съ соцвѣтiami, 3 — диаграмма цвѣтка, 4 — цвѣточная почка, 5 — цвѣтокъ сверху, 6 — цвѣтокъ сбоку, 7 — тычинки, 8 — пестикъ, 9 — пестикъ, 11, 13 — гинецей, 10, 12 — продольный разрѣзъ гинецея, 14 — сѣмя, 15 — сѣмя въ продольномъ разрѣзѣ.

старники, свойственные главнымъ образомъ тропической и восточной Азии (Гималаю, Японіи, Китаю), а одинъ видъ встрѣчается, кромѣ того, въ приатлантическихъ штатахъ Сѣверной Америки. Строение цвѣтовъ *Schizandreae* (см. рис. 406) еще примитивнѣе, чѣмъ у магноліи и тюльпаннаго дерева, ибо цвѣты ихъ вполне ациклическіе, спиральные и въ области покроволисковъ, а тычинки отличаются сильно расширенными листовидными спайниками; но цвѣты *Schizandreae* раздѣльнополые, а

плоды ягодообразные, что указываетъ на болѣе высокую ихъ организацию. У *Illici* цвѣты слитнополые или раздѣльнополые, съ спирально-расположеннымъ околоцвѣтникомъ или съ многочленнымъ околоцвѣтникомъ, обособленнымъ на чашечку и вѣнчикъ, съ спирально-расположенными тычинками

и съ многими плодиками, но расположенными въ одинъ кругъ (см. рис. 405), а не по спирали. Цвѣтоложе ихъ укороченное, а не такое удлинненное, какъ у предыдущихъ *Magnoliaceae*. Плодики *Illiciaceae* либо совершенно свободные, либо сросшіеся между собою, и плоды — либо сухіе, вскрывающіеся (см. рис. 405), либо сочные, ягодообразные.

Такимъ образомъ и *Schizandreae*, и *Illiciaceae* имѣютъ частью морфологическіе признаки столь же примитивные, какъ и *Magnoliaceae*, частью признаки производные (напримѣръ, раздѣльнополость цвѣтовъ или циклическое расположение плодolistиковъ), указывающіе какъ бы на болѣе высокую морфологическую ступень развитія этихъ магнолевыхъ. Но что особенно



Рис. 408. *Trochodendron aralioides* (по v. Liebold): 1, 2 — вѣтвь съ цвѣтами; 3 — цвѣтокъ; 4, 5 — тычинки; 6 — рыльце; 7—10, 12 — гинецей; 11 — сѣмя, сверху вдоль разрѣзанное.

важно и интересно, это строение древесины нѣкоторыхъ *Illiciaceae*, именно, рода *Drimys*. Древесина *Drimys* отличается отсутствіемъ сосудовъ и присутствіемъ трахеидъ съ окаймленными порами, т. е. имѣетъ характеръ древесины хвойныхъ. Подобное же строение древесины встрѣчаемъ мы у *Tetracentron* (см. рис. 407), дерева, растущаго въ Китаѣ, и у *Trochodendron* (см. рис. 408), растущаго въ Японіи. Первое причисляется современными

систематиками къ семейству *Magnoliaceae*, но отличается отъ остальныхъ *Magnoliaceae* болѣе простымъ устройствомъ весьма мелкихъ четырехчленныхъ цвѣтовъ (см. рис. 407, 3, 4, 5, 6), собранныхъ въ удлиненныя сережковидныя соцвѣтїя (рис. 407, 1, 2); *Trochodendron* же имѣетъ цвѣты голые, совсѣмъ безъ околоцвѣтника (см. рис. 408, 3), съ свободными тычинками



Рис. 409. *Euptelea* (по Siebold): 1 — цвѣтушая вѣтвь, 2 — листь, 3 — вѣтвь съ листьями.

и съ плодолистиками, отчасти сросшимися другъ съ другомъ (см. рис. 408, 7, 8, 9), и относится въ особое маленькое семейство *Trochodendraceae*, весьма близкое къ семейству *Magnoliaceae* и какъ бы отъ него производное. Семейство *Trochodendraceae* насчитываетъ въ себѣ всего 2 рода въ 6 видахъ, изъ которыхъ одинъ родъ (*Trochodendron* — рис. 408) монотипный, а другой — *Euptelea* (см. рис. 409 и 410) состоитъ изъ 5 видовъ; это — деревья съ цвѣтами спиральными, ациклическими, обоеполыми или раздѣльнополыми,

встрѣчающіяся въ восточной и южной Азии, главнымъ образомъ въ Японіи. Къ семейству этому весьма близко и часто съ нимъ соединяется въ одно — семейство *Cercidiphyllaceae*, изъ 1 рода съ 2 видами, древесныя породы Японіи съ цвѣтами ациклическими. Наконецъ, сюда же можно отнести маленькое семейство *Lactoridaceae*, состоящее изъ одного всего рода и вида — *Lactoris fernandeziana* Philippi (см. рис. 411), небольшою кустарничекъ съ острова Жуанъ-Фер-

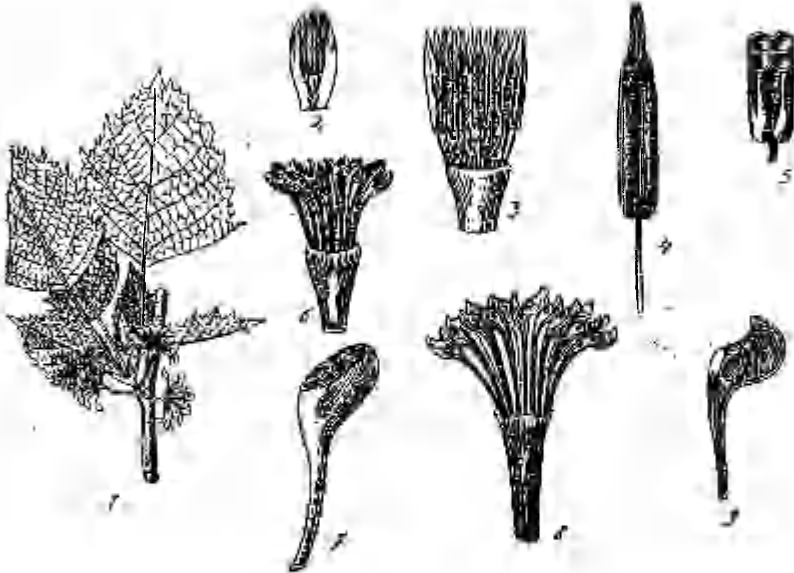


Рис. 410. *Euptelea* (по Siebold): 1 — плодущая вѣтвь, 2 — тычинки и одинъ покроволистикъ, 3 — андрей, 4, 5 — тычинки, 6 — гинецей, 7 — пестикъ, 8 — соплодие, 9 — зрѣлый плодъ съ сѣмеземъ.

нандеца, отличающееся отъ *Magnoliaceae* и остальныхъ близкихъ семействъ цвѣтами циклическими (рис. 411, B, C), раздѣльнополыми, полигамными, съ простымъ трехчленнымъ околоцвѣтникомъ и 6-ю тычинками (рис. 411, B).

Всѣ эти оригинальные типы древесныхъ породъ, представляющие мелкія обособленныя семейства, морфологически несомнѣнно близки къ *Magnoliaceae* и являются какъ бы давнишними упрощенными производными основного магнолевого типа. Но своеобразное строение древесины *Trochodendraceae*, а также *Tetracentron* и *Drimys* изъ семейства *Magnoliaceae*, указываетъ несомнѣнно на филогенетическую близость этого цикла

формъ съ голосѣмными. Однако, изученіе зародышеваго мѣшка *Drumys Winteri*, произведенное Страсбургеромъ, показало, что развитіе зародышеваго мѣшка и процессъ оплодотворенія идетъ здѣсь совершенно по нормальному типу высшихъ покрытосѣмныхъ растений, и мы въ этомъ отношеніи среди простѣйшихъ *Polycarpiceae*, какими, очевидно, являются *Magnoliaceae*, *Trochodendraceae* и другія мелкія семейства, не имѣемъ такихъ же переходовъ отъ голосѣмныхъ, какъ мы



Рис. 411. *Lactoris fernandeziana* Philippi: А — вѣтвь въ естественную величину; В — діаграмма цвѣтка; С — цвѣтокъ послѣ удаленія одного покроволестика; D — пестикъ, взрѣзанный по спинкѣ; E — пестикъ въ продольномъ разрѣзѣ; F — пестикъ въ поперечномъ разрѣзѣ; G — пестикъ въ продольномъ разрѣзѣ; H — сѣмя, сильно увеличенное (по Энглеру).

видѣли среди низшихъ *Monochlamydeae*: ни эндотропнаго роста пыльцевой трубочки, ни многокѣтнаго археспория, ни прочихъ признаковъ простѣйшихъ явленіи при образованіи зародышеваго мѣшка или яйцевого аппарата здѣсь не наблюдается. Въ этомъ отношеніи *Magnoliaceae* съ примыкающими къ нему семействами, очевидно, уже издавна, вѣроятно, еще въ мѣловую эпоху ушли далеко по пути эволюціи отъ голосѣмныхъ, сохранивъ съ ними, однако, нѣчто общее — строеніе древесины у нѣкоторыхъ изъ этихъ растений. Съ другой стороны надо указать еще на то, что монотипное семейство *Lactoridaceae* (см. рис. 411) нѣкоторыми систематиками причисляется, какъ я вамъ указывалъ уже раньше (см. выше

стр. 188), къ порядку *Piperales*, и, по мнѣнію Галлѣе и Лотси, семейство *Lactoridaceae* является связующимъ звеномъ между *Magnoliaceae* и *Piperales*, а отсюда уже ботаники эти ведутъ филогенетическую линію къ однодольнымъ, именно къ *Spadiaceiflorae*. Но Энглеръ отвергаетъ родство *Lactoridaceae* съ *Piperales*, и я въ этомъ отношеніи придерживаюсь мнѣнія послѣдняго ученаго.

Современныя *Magnoliaceae* и родственныя съ ними мел-

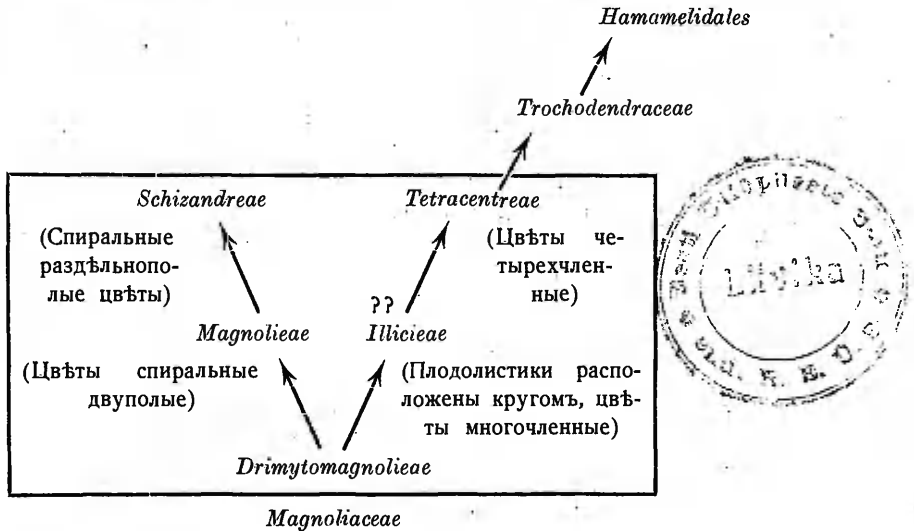


Рис. 412. Схема происхожденія и филогенетическаго родства *Magnoliaceae* и близкихъ къ нему семействъ (по Галлѣе).

кія семейства, по мнѣнію Галлѣе и Лотси, произошли отъ вымершаго нынѣ прототипа, который долженъ былъ имѣть въ себѣ признаки частью магноліи (въ строеніи цвѣтка), частью *Drimys*'а (въ строеніи древесины, подобной древесинѣ хвойныхъ). Галлѣе называетъ вымершіе прототипы современныхъ *Magnoliaceae* *Drimytomagnolieae*, и происхождение современныхъ *Magnoliaceae* и близкихъ къ нимъ семействъ можно, по Галлѣе, выразить слѣдующей схемой (см. рис. 412).

Кромѣ упомянутыхъ мелкихъ семействъ, къ *Magnoliaceae* близки другія тропическія семейства, представленныя древесными породами и имѣющія характерное географическое распространеніе. Прежде всего здѣсь слѣдуетъ вкратцѣ остановиться на обширномъ семействѣ *Anonaceae* (см. рис.

413). Это тропическое семейство, состоящее изъ 46 родовъ и до 800 видовъ. 9 родовъ среди 46 — монотипны. Нѣсколько родовъ полиморфны, напримѣръ, роды *Uvaria* L.,



Рис. 413. *Asimina triloba* D и п. (изъ сем. *Anonaceae*): 1 — цвѣтущая вѣтвь, 2 — сѣмя, 3 — плодъ въ продольномъ разрѣзѣ, 4 — сѣмя въ продольномъ разрѣзѣ (по Baillon).

съ 60 видами, главнымъ образомъ распространенными въ Малайской области, а также въ Передней Инди, тропической восточной Ази, восточной Австрали и западной Африкѣ; родъ *Unona* L. fil., съ 40 видами—главнымъ образомъ въ тро-

пической Азии, отчасти въ Африкѣ и восточной Австраліи; родъ *Polyalthia* Bl., съ 70 видами, приблизительно такого же распространения; родъ *Xylophia* L., съ 60 видами, распространенными въ Передней Индіи, въ Малайской области, на Мадагаскарѣ, въ тропической западной Африкѣ, въ Мексикѣ, Вестиндіи и Бразиліи; родъ *Anona* L., съ 60 видами, главнымъ образомъ распространенными въ тропической Америкѣ, и др. Большинство *Anonaceae*, за малыми лишь исключеніями, встрѣчаются въ тропической Азии, Африкѣ и Америкѣ, преобладая въ Старомъ свѣтѣ. Но въ третичную эпоху *Anonaceae* существовали и дальше на сѣверѣ. 9 видовъ рода *Anona* найдены въ ископаемомъ состояніи въ третичныхъ отложенияхъ между прочимъ и Европы, 2 вида рода *Asimina* Adans. (см. рис. 413) описаны изъ третичныхъ отложеній Сѣверной Америки.

Anonaceae весьма близки къ *Magnoliaceae* и отличаются отъ нихъ, главнымъ образомъ, морщинистымъ бѣлкомъ (эндоспермомъ) въ сѣменахъ (см. рис. 413, 4), тогда какъ сѣмена *Magnoliaceae* и другихъ семействъ тоже съ бѣлкомъ (см. рис. 404, на стр. 409), но не морщинистымъ и не складчатымъ. Цвѣты *Anonaceae* гемициклическіе (см. рис. 413, 1), чашечка и вѣнчикъ створчатые, тогда какъ у *Magnoliaceae* они черепитчатые. Околоцвѣтникъ *Anonaceae* построенъ циклически, по формулѣ: $K_8 C_{8+8}$. Андроцей и гинецей спиральные, многочленные. Цвѣты съ верхней завязью, какъ у *Magnoliaceae*, болынею частью двуполые, рѣже раздѣльнополые, очень крупные, до 2—3 сантиметровъ въ поперечникѣ. Плодолистики не сросліеся, листья околоцвѣтника б. и. м. мясистые или кожистые (см. рис. 413, 1). Плоды сборные, ягодообразные (см. рис. 413, 3), иногда, напримѣръ, у *Anona* плодики срастаются въ концѣ концовъ въ одинъ болышой вкусный головчатый плодъ, имѣющій видъ сложной ягоды. Родъ *Eupomatia* R. Вг. этого семейства имѣетъ упрощенные цвѣты, голые, безъ покрововъ, окололепестичные и многочисленныя свободныя полунижнія завязи. Родъ этотъ встрѣчается въ числѣ двухъ видовъ въ сѣверо-восточной Австраліи и составляетъ переходъ къ семейству *Calycanthaceae*. Съ другой стороны морщинистымъ бѣлкомъ сѣмянъ *Anonaceae* сближаются съ семействомъ *Myristicaceae* (см. рис. 414, 3, 4, состоящимъ изъ одного всего рода *Myristica* — мускатный

орѣхъ, съ 255 тропическими видами, распространенными главнымъ образомъ въ тропической Азiи; 38 видовъ растутъ въ Южной Америкѣ, 11 видовъ въ тропической Африкѣ. *Myristica* — деревья или кустарники съ листьями, напоминающими листья *Lauraceae* — лавровыхъ. Вегетативные органы *Myristicaceae*, равно какъ и ранѣе разсмотрѣнныхъ семействъ и вообще всѣхъ *Anonales*, снабжены просвѣчивающими железками, съ эфирнымъ масломъ. Поэтому многие предста-

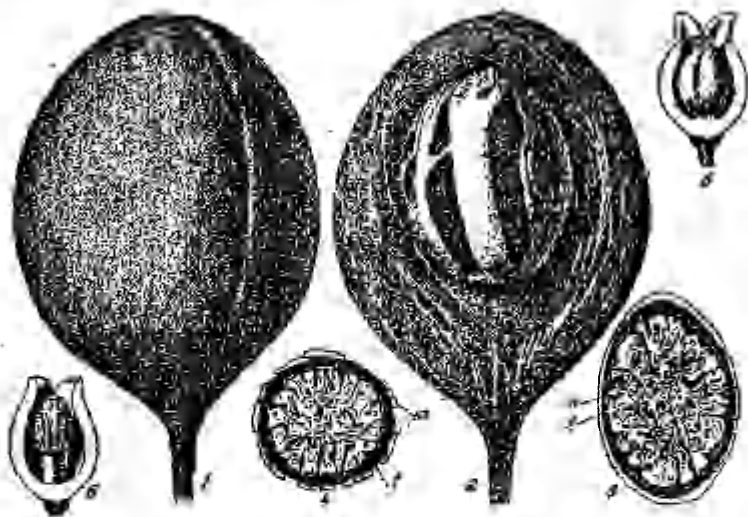


Рис. 414. *Myristica fragrans* Houit.: 1 — плодъ, 2 — вскрытый плодъ, 3 — продольный разрѣзъ сѣмени, 4 — поперечный разрѣзъ сѣмени, а — arillus, т — сѣменная кожа, 5 — продольный разрѣзъ женскаго цвѣтка, 6 — продольный разрѣзъ мужскаго цвѣтка (по Веттштейну).

вители разсматриваемыхъ семействъ доставляютъ различныя пряности и употребляются жителями тропиковъ въ пищу или какъ вещества лекарственныя. Цвѣты *Myristicaceae* уже значительно дальше отошли отъ исходнаго типа *Magnoliaceae*, представляя въ нѣкоторомъ отношенiи формы редуccionныя. Цвѣты у нихъ двуциклические, раздѣльнополые, двудомные, съ трехчленными кругами, съ простымъ сростнолистнымъ бокальчатымъ или колокольчатымъ, трехзубчатымъ мясистымъ околоцвѣтникомъ (см. рис. 414, 5, 6). Въ мужскомъ цвѣткѣ находится центральная колонка изъ сросшихся нитями 3—15 тычинокъ (см. рис. 414, 6), въ женскомъ цвѣткѣ — одинъ всего пестикъ (см. рис. 414, 5), образованный изъ одного плодоло-

стика, съ одногнѣздною завязью и съ одной всего сѣмяпочкой. Плодъ — почти грушевидная, мясистая, окрашенная коробочка (см. рис. 414, 1), вскрывающаяся по спинному и брюшному швамъ, причемъ обнажается крупное сѣмя, покрытое большою красною, неправильно расщепленною сѣменною кожурою (рис. 414, 2), извѣстною въ продажѣ подъ именемъ „мускатнаго цвѣта“; „мускатнымъ орѣхомъ“ называютъ само сѣмя съ внутренней тонкой частью сѣменной кожеры. То и другое очень богаты эфирными и жирными маслами и употребляются въ медицинѣ, фармакопії, парфюмеріи и какъ пряности.

Далѣе идетъ рядъ небольшихъ семействъ, которые можно разсматривать, какъ дальнѣйшее производное все того же типа *Magnoliaceae*. Семейство *Canellaceae* съ 4 родами и семью видами, съ двуполыми эуциклическими цвѣтами, встрѣчающееся въ Центральной Америкѣ, одними ботаниками причисляется къ порядку *Anonales*, другими (и на мой взглядъ, это правильнѣе) къ порядку *Parietales*. Семейство *Calycanthaceae* (см. рис. 415) — кустарники, 1 родъ и 5 видовъ, свойственны Сѣверной Америкѣ, Японіи и Китаю, съ двуполыми спиральными цвѣтами. Семейство *Gomortegaceae* — одинъ всего родъ и видъ, дерево, встрѣчающееся въ Чили, съ слитно-полыми однопокровными ациклическими въ покровѣ и андрогинею цвѣтами, околоцвѣтникъ семичленный, тычинокъ 2—3, плодолистиковъ 2—3, образуютъ синкарпный пестикъ, съ одной висячей сѣмяпочкой въ каждомъ гнѣздѣ. Сѣмена съ обильнымъ бѣлкомъ и очень крупнымъ зародышемъ.



Рис. 415. Продольный разрѣзъ цвѣтка *Calycanthus praecox* L. (по Веттштейну).

Мы подходимъ теперь къ весьма обширному и играющему большую роль подъ тропиками семейству *Lauraceae* — лавровыхъ. Строеніе цвѣтовъ этого семейства настолько, на первый взглядъ, рѣзко отличается отъ строенія цвѣтовъ *Magnoliaceae*, что казалось бы невозможнымъ соединять эти столь различныя семейства въ одинъ порядокъ. Но связующими звеньями между *Magnoliaceae* и *Lauraceae* являются какъ вышеперечисленныя мелкія семейства, такъ, въ особенности, довольно обширное и несомнѣнно весьма древнее семейство

Monimiaceae, связывающее настолько тѣсно *Lauraceae* съ *Magnoliaceae*, что не можетъ быть сомнѣнія въ родственныхъ отношеніяхъ этихъ семействъ.

Семейство *Monimiaceae* (см. рис. 416) представлено древесными и кустарными породами, распространенными въ тропическихъ и субтропическихъ областяхъ земного шара и имѣющими максимумъ своего развитія въ южномъ полушаріи, въ Южной Америкѣ, въ Малагасской области, въ Полинезіи, Австраліи и на Зондскихъ островахъ. Это отличный примѣръ семейства, главнымъ образомъ развившагося на

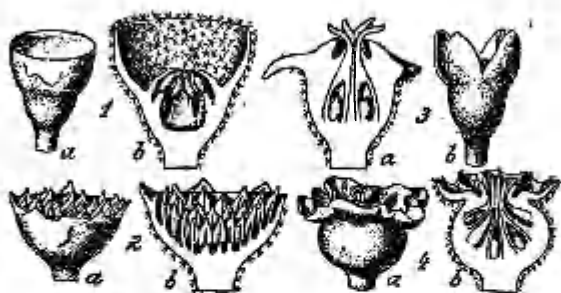


Рис. 416. *Monimiaceae*: 1 — мужской цвѣтокъ *Siparuna mollicoma*, а — цѣлый цвѣтокъ, б — въ продольномъ разрѣзѣ; 2 — мужской цвѣтокъ *S. muricata*; 3 — женскій цвѣтокъ *S. Sumichrasti*; 4 — женскій цвѣтокъ *S. mollis* (по Perkins).

островахъ Тихого или Великаго океана. 23 рода въ 340 видахъ составляютъ это семейство. Изъ 23 родовъ половина монотипныхъ (11 родовъ), остальные роды б. ч. олиготипные. Полиморфныхъ родовъ немного, да и тѣ б. ч. обладаютъ не очень большимъ количествомъ видовъ; 1 родъ съ 60 видами, другой съ 30 видами, остальные меньше. Уже такое морфологическое расчлененіе, равно какъ и географическое распространеніе указываютъ на значительную древность семейства. Въ ископаемомъ состояніи найденъ цѣлый рядъ остатковъ, относимыхъ Унгеромъ и Эттингсгаузеномъ къ этому именно семейству, а Сапорта описалъ даже особый ископаемый, нынѣ вымершій родъ *Monimopsis*, который онъ относитъ сюда же. Но, къ сожалѣнію, всѣ палеонтологическія данныя эти крайне сомнительны и могутъ быть причислены къ семейству *Monimiaceae* лишь подъ большимъ знакомъ вопроса.

Въ морфологическомъ отношеніи *Monimiaceae* занимаютъ переходное положеніе между американско-японскимъ семействомъ *Catycanthaceae* (см. рис. 415) и обширнымъ семействомъ *Lauraceae*. Цвѣты *Monimiaceae* (см. рис. 416) б.

ч. однополые, рѣже обоеполые. Строеіе цвѣтка чрезвычайно разнообразно. Прежде всего бросается въ глаза развитіе цвѣтоложа, рѣдко выпуклаго или плоскаго, въ большинствѣ же случаевъ чашевиднаго или даже мѣшковиднаго, несущаго на внутренней поверхности своей листки околоцвѣтника, а главнымъ образомъ тычинки (рис. 416, 1, 2) и плодолистики (рис. 416, 3, 4). Околоцвѣтникъ или совѣмъ отсутствуетъ, или онъ состоитъ изъ 4 или многихъ листьевъ, и въ послѣднемъ случаѣ наружные обособляются въ видѣ чашечки. Тычинки б. ч. многочисленныя, но бываютъ и въ маломъ числѣ, до 5, 4, и даже до 1 всего тычинки. Пыльники вскрываются продольными или поперечными трещинами или клапанами. Плодолистиковъ отъ одного до многихъ, образуютъ свободные пестики съ одной сѣмяпочкой въ каждой завязи. Плодики—орѣшки, б. и. м. окруженные разросшимся цвѣтоложемъ (рис. 416, 3, 4), вслѣдствіе чего получается плодъ ложный. Сѣмена съ эндоспермомъ.



Рис. 417. Продольный разрѣзъ цвѣтка *Cinna latifolia* (по Baillon).

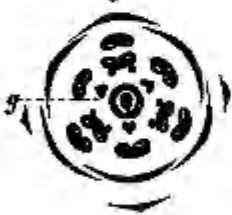


Рис. 418. Диаграмма цвѣтка *Cinna latifolia* Веген (по Паксу).

Обширное семейство *Lauraceae* — лавровыхъ, примыкающее морфологически къ только что вкратцѣ описанному семейству *Monimiaceae*, представлено, за исключеніемъ паразитнаго рода *Cassytha*, древесными растеніями съ кожистыми, цѣльными, б. ч. вѣчнозелеными, рѣже опадающими на зиму листьями. Цвѣты *Lauraceae* (см. рис. 417 и 418) обоеполые

или однополые, двух-, пяти-, большею же частью трехчленные (см. рис. 419). Околоцвѣтникъ изъ двухъ круговъ, однородный или разнородный; листья его либо б. и. м. срослись другъ съ другомъ у основанія, либо прикрѣпляются къ краю дисковидно или чашевидно, какъ у *Monimiaceae*, расширеннаго цвѣтоложа. Тычинки въ 3—4 кругахъ, въ числѣ, соответствующемъ таковому въ околоцвѣтникѣ. Иногда тычинки, въ особенности внутренняго круга, обращаются въ стами-

ноди (см. рис. 418, 419). Пыльники вскрываются клапанами (см. рис. 417), какъ у многихъ *Monimiaceae* и, какъ мы увидимъ на слѣдующей лекціи, у нѣкоторыхъ семействъ порядка *Banales* (напримѣръ, у *Berberidaceae*). Завязь верхняя, но б.

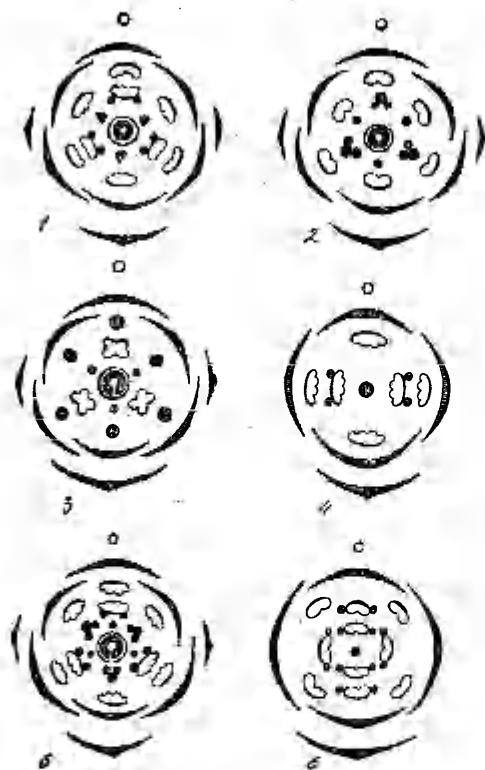


Рис. 419. Диаграммы цвѣтовъ *Lauraceae*: 1 — *Cinnamotum zeylanicum* Вреуп, 2 — *Aiouea tenella* Nees, 3 — *Eusideroxylon*, 4 — *Tetradenia zeylanica* (Nees) Рах, 5 — *Cinnamotum camphora* (L.) Nees et Eberm., 6 — *Laurus nobilis* L. (по Паксу).

и. м. погруженная въ полое цвѣтоложе (см. рис. 417), какъ у *Monimiaceae*, одногнѣздная, съ одной сѣмяпочкой, синкарпная, образованная, однако, срастаемъ трехъ плодолистиковъ. Плодъ — ягода или костянка, часто окруженная у своего основанія остающимся и во время плодосозрѣванія становящимся мясистымъ, иногда окрашеннымъ чашевиднымъ цвѣтоложемъ, подобнымъ плюскѣ желудя (но иногда, конечно, морфологическаго происхожденія) и называемымъ *hypanthium*. Сѣмя безъ бѣлка, зародышъ сѣмени крупный съ 2 толстыми сѣмядолями. Цвѣты *Lauraceae*, такъ же какъ *Monimiaceae* и *Calycanthaceae*, околпестичные, тогда какъ у

нижнихъ *Anonales* цвѣты подпестичные. Наболѣе частая формула цвѣтка *Lauraceae* будетъ такая: $P_{3+3} A_{3+3+3+3} G_3$, т. е. трехчленный семициклическій цвѣтокъ съ ясно выраженными законами кратныхъ отношеній и чередованія органовъ, но построенный по тройному типу, какъ цвѣты однодольныхъ. Тройной типъ цвѣтка среди *Anonales* свойственъ такъ же, какъ мы ви-

дѣли выше, семействамъ *Lactoridaceae*, *Anonaceae* и *Myristicaceae* и нерѣдко встрѣчается и въ слѣдующемъ порядкѣ — *Ranales*. Диаграммы цвѣтка *Lauraceae* изображены на приложенномъ здѣсь рисункѣ (см. рис. 419).

Какъ ни рѣзко, на первый взглядъ, различіе въ строеніи цвѣтовъ *Lauraceae* и *Magnoliaceae*, однако оба семейства связаны другъ съ другомъ столь постепенными переходными формами, что соединеніе ихъ въ одинъ порядокъ *Anonales* вполне правильно, а близкое филогенетическое родство не подлежитъ сомнѣнію. Тутъ мы встрѣчаемся съ тѣмъ же явленіемъ, какъ и въ порядкѣ *Centrospermae*, гдѣ два, на первый взглядъ, діаметрально противоположныхъ типа цвѣтка — *Chenopodiaceae* и *Caryophyllaceae* связаны, однако, цѣлымъ рядомъ несомнѣнныхъ промежуточныхъ формъ и такимъ образомъ принадлежатъ одному основному морфологическому типу.

Обширное семейство *Lauraceae*, насчитывающее въ себѣ 39 родовъ и болѣе 1000 видовъ, распространенныхъ въ тропическихъ и субтропическихъ странахъ всего земного шара, имѣетъ изъ 39 родовъ — 11 монотипныхъ и 2 рода (*Ocotea* — 200 видовъ и *Litsea* — болѣе 100 видовъ) полиморфныхъ. Будучи цѣлымъ рядомъ типовъ (семействъ) связано морфологически съ семействомъ *Magnoliaceae*, *Lauraceae* представляютъ уже довольно совершенный типъ цвѣтковыхъ растений, приспособившійся къ жизни въ тропическихъ странахъ и достигающій здѣсь значительнаго морфологическаго разнообразія и расчлененія. Несмотря на это, *Lauraceae*, какъ показываютъ палеонтологическія данныя, отчленились довольно рано отъ *Magnoliaceae* или ихъ предковъ, такъ какъ современный типъ *Lauraceae* существуетъ на земномъ шарѣ уже издавна и въ прежнія геологическія времена имѣлъ значительно болѣе широкое географическое распространеніе. Два родственныхъ типа, возникшихъ на земномъ шарѣ съ древнѣйшихъ временъ существованія на землѣ покрытосѣменныхъ растений и имѣвшихъ вначалѣ циркумполярное географическое распространеніе — *Magnoliaceae* и *Lauraceae*, неодинаково развивались далѣе. Вытѣсненный изъ странъ полярныхъ измѣненными климатическими условіями одинъ изъ этихъ типовъ — *Magnoliaceae*, типъ болѣе примитивный, вымеръ почти вездѣ, сохранившись, въ видѣ реликтовъ, въ

восточной и южной Азіи и въ восточной Сѣверной Америкѣ. Другой типъ — *Lauraceae*, тоже изгнанный холоднымъ климатомъ съ сѣвера, гдѣ онъ нѣкогда развивался и былъ широко распространенъ, подъ тропиками нашелъ себѣ нынѣ благопріятныя условія существованія, и до сихъ поръ развивается здѣсь весьма пышно, насчитывая въ себѣ цѣлый рядъ б. и. м. крупныхъ родовъ, два даже очень крупныхъ (*Ocotea* и *Litsea*), и сохранивъ еще и древніе монотипные роды, которыхъ приходится, примѣрно, 24% на всѣ его роды (11 изъ 39).

Палеонтологія учитъ насъ, что *Lauraceae* появились, повидимому, на земномъ шарѣ уже въ мѣловомъ періодѣ; по крайней мѣрѣ изъ дакотовыхъ отложеній сѣверо-западной Америки, относимыхъ, съ нѣкоторымъ однако сомнѣніемъ, къ мѣловому періоду, Lesquerreux описалъ листья ископаемаго вида рода *Sassafras*, встрѣчающагося нынѣ въ количествѣ одного всего вида въ приатлантической части Сѣверной Америки, отъ Канады до Флориды. Какъ увидимъ далѣе, родъ *Sassafras* въ прежнія геологическія времена представленъ былъ нѣсколькими видами и имѣлъ болѣе широкое географическое распространеніе. Въ самыхъ древнихъ отложеніяхъ третичнаго періода, въ палеоценѣ Европы описаны были Сапорта и Маріонъ кожистые листья, которые, по всей вѣроятности, относятся къ *Lauraceae*. Гораздо чаще и достовѣрнѣе ископаемыя находки *Lauraceae* въ міоценѣ и пліоценѣ; отсюда описаны не только многочисленные отпечатки листьевъ этихъ растеній, но также остатки плодовъ, цвѣтовъ и соцвѣтій, и изъ этихъ палеонтологическихъ данныхъ съ несомнѣнностью вытекаетъ, что въ третичный періодъ *Lauraceae* были распространены гораздо далѣе на сѣверъ, чѣмъ нынѣ. Во времена міоцена виды родовъ *Trianthera*, *Lindera*, *Laurus* и *Cinnamotum* произрастали въ Европѣ, въ Амурской области Сибири, въ верховьяхъ Миссисипи, гдѣ, конечно, нынѣ эти вѣчнозеленыя древесныя породы отсутствуютъ, а въ Гренландіи въ то же время обитали 1 или 2 вида рода *Sassafras*, съ опадающей на зиму листвою. Въ пліоценовую эпоху *Lauraceae* были вытѣснены изъ арктической области, да и въ Европѣ къ этому времени уже исчезли почти всѣ вѣчнозеленыя лавровыя; остались лишь формы съ опадающей на зиму листвою,

напримѣръ, *Sassafras Ferretianum* Massal., *Lindera latifolia* (Saporta), найденныя въ южной Франціи, близъ Мехиніеух, въ пліоценовыхъ отложеніяхъ. Изъ вѣчнозеленыхъ лавровыхъ въ пліоценовыхъ отложеніяхъ южной Франціи, близъ Сэзаппе, Мехиніеух и Ліона найдены два вида лавра — *Laurus canariensis* Webb и близкій къ современному виду *Laurus nobilis* L. — *L. assimilis* Sap.; послѣдній видъ обнаруженъ также въ четвертичныхъ туфахъ Монпелье, а *L. canariensis* въ таковыхъ же четвертичныхъ отложеніяхъ острова Мадеры. Эти факты указываютъ намъ на то, что лавровыя были окончательно изгнаны изъ Европы лишь во времена ледниковаго періода, но что *Laurus nobilis* могъ, можетъ быть, даже пережить ледниковый періодъ гдѣ либо на югѣ Европы, въ защищенныхъ мѣстахъ. Ледниковый періодъ рѣзко измѣнилъ полярную границу лавровыхъ на земномъ шарѣ. Продвинувъ многіе его роды и виды далеко на югъ въ страны субтропическія и тропическія, ледниковый періодъ не помѣшалъ сохраниться лавровымъ лишь въ тѣхъ болѣе сѣверныхъ частяхъ материковъ, которыя, какъ мы знаемъ, особенно мало измѣнились въ климатическомъ отношеніи со временъ третичнаго періода. Такъ, въ Японіи и въ Сѣверной Америкѣ *Lauraceae* сохранились еще далеко на сѣверѣ. *Laurus nobilis* растетъ въ дикомъ видѣ по Черноморскому побережью въ западномъ Закавказьѣ. На Канарскихъ островахъ изъ 4 нынѣ живущихъ тамъ лавровыхъ два вида найдены были въ ископаемомъ состояніи въ четвертичныхъ туфахъ острова Мадеры, а именно — *Laurus canariensis* Webb и *Ocotea foetens* Baill. Эти же два вида найдены были въ четвертичныхъ отложеніяхъ средиземноморской области Европы.

Въ настоящее время лавровыя сосредоточены въ тропическихъ и субтропическихъ странахъ обоихъ полушарій — восточнаго и западнаго, но въ разныхъ видахъ. За исключеніемъ видовъ культурныхъ, Новый и Старый свѣтъ не имѣютъ ни одного общаго вида лавровыхъ. Но общіе роды свойственны обоимъ полушаріямъ, и, напримѣръ, роды *Persea*, *Phoebe*, *Ocotea* и др. встрѣчаются, хотя и въ разныхъ видахъ, и тамъ, и тутъ. По изслѣдованіямъ Шумана, лавровыя имѣютъ нынѣ два главныхъ центра развита на земномъ шарѣ — одинъ въ тропической юго-восточ-

ной Азии и на Зондскихъ островахъ, другой — въ Бразиліи. Азіатскій центръ выклинивается на сѣверъ въ Китаѣ и Японіи, гдѣ еще насчитывается до 50 видовъ лавровыхъ, и на югъ въ западную Австралію, которая даетъ пріютъ до 40 лавровымъ. Въ Америкѣ выклиниваніе на сѣверъ и на югъ лавровыхъ идетъ еще постепеннѣе, чѣмъ въ Азій. Въ Африкѣ лавровыхъ почти нѣтъ; близъ Габоона, на западномъ берегу Африки извѣстно всего 3 вида лавровыхъ, столько же въ Капской землѣ. Но восточно-африканскіе острова насчитываютъ уже до 11 видовъ лавровыхъ, между ними весьма оригинальный эндемичный родъ *Bavensara*.



Рис. 420. Цвѣтокъ ископаемаго *Cinnamomum prototypum* Соп. w.: 1 — въ кускѣ янтаря въ натуральную величину, 2—увеличенъ, 3—діаграммы цвѣтка *Trianthera eusideroxyloides* Соп. w., 4 — діаграмма цвѣтка *Cinnamomum prototypum* Соп. w. (по Конвенцу).

Полярная граница лавровыхъ, въ общемъ, совпадаетъ съ сѣверной границей вѣчнозеленыхъ древесныхъ породъ. Въ восточной Азии граница эта проходитъ приблизительно близъ 50° с. ш. Въ Сѣверной Америкѣ лавровыя съ опадающей на зиму листвою, какъ *Lindera* и *Sassafras*, идутъ гораздо далѣе на сѣверъ, а вѣчнозеленая *Umbellularia* находитъ сѣверный предѣлъ своего распространенія въ притихоокеанской Сѣверной Америкѣ, близъ 45° с. ш. Въ Южной Америкѣ родъ *Persea* доходитъ на югъ до 43° ю. ш., а на сѣверномъ островѣ Новой Зеландіи встрѣчаются еще два послѣднихъ эндемичныхъ вида лавровыхъ изъ рода *Beilschmiedia*.

Въ ископаемыхъ миоценовыхъ отложенияхъ всѣхъ странъ весьма часто встрѣчаются разные виды рода *Cinnamomum* ВІ., встрѣчающагося нынѣ въ числѣ 54 видовъ, главнымъ обра-

зомъ, въ тропической и субтропической юго-восточной Азій. Родъ *Actinodaphne* Nees, распространенный въ настоящее время въ 50 видахъ по преимуществу тоже въ южной Азій (5 видовъ въ Сѣверной Америкѣ), найденъ былъ въ ископаемомъ состояніи въ Европѣ близъ Инсбрука, хотя опредѣленіе это и не безусловно достовѣрно. Палеонтологи приводятъ также ископаемые виды родовъ *Persea*, *Ocotea*, *Sassafras*, *Litsea*, *Lindera*, *Laurus* и др., но далеко не всѣ изъ этихъ опредѣленій внушаютъ довѣріе. Но въ особенности интересна и не опровержима находка цвѣтка одного рода *Lauraceae*, сдѣланная Конвенцомъ въ янтаряхъ сѣверной Германіи (см. рис. 420, 1, 2). Отлично сохранившійся цвѣтокъ этотъ, по своему строенію, очень близокъ къ строенію цвѣтка *Eusideroxylon*, извѣстнаго нынѣ въ живомъ состояніи въ количествѣ одного лишь вида съ острова Борнео. Находка эта возведена была Конвенцомъ въ особый родъ *Trianthera*, очень близкій къ *Eusideroxylon*. Кромѣ этого ископаемаго рода, описаны были древесины двухъ ископаемыхъ, нынѣ вымершихъ родовъ — *Laurinium* и *Laurinoxylon* Felix, но принадлежность ихъ къ семейству *Lauraceae* не можетъ быть съ точностью доказана.

Во всякомъ случаѣ палеонтологическія данныя эти показываютъ намъ, что семейство *Lauraceae* весьма древнее. Если оно, можетъ быть, и моложе семейства *Magnoliaceae*, то во всякомъ случаѣ, не на много, и распространено было семейство это нѣкогда гораздо шире по земному шару, чѣмъ теперь, сосредоточившись подъ тропиками лишь въ самую послѣднюю геологическую эпоху.

Послѣднее семейство изъ порядка *Anonales*, о которомъ остается намъ сказать нѣсколько словъ — это *Hernandiaceae*, небольшое тропическое семейство, изъ 4 родовъ и 24 видовъ, съ однимъ родомъ монотипнымъ. Оно тѣсно примыкаетъ къ семейству *Lauraceae*, имѣя такіе же циклическіе обоеполые или рѣже раздѣльнополые цвѣты, но отличается отъ него, главнымъ образомъ, нижней завязью и плодами съ летательными органами.

Филогенетическія отношенія семействъ порядка *Anonales* хорошо выражаются слѣдующей, составленной Лотси, схемой (см. рис. 421), гдѣ черта поверхъ названія семейства обозначаетъ, что данное семейство имѣетъ завязь нижнюю

или полунижнюю, погруженную въ цвѣтоложе, а черта подъ названіемъ семейства обозначаетъ болѣе примитивныя семейства съ верхней завязью.

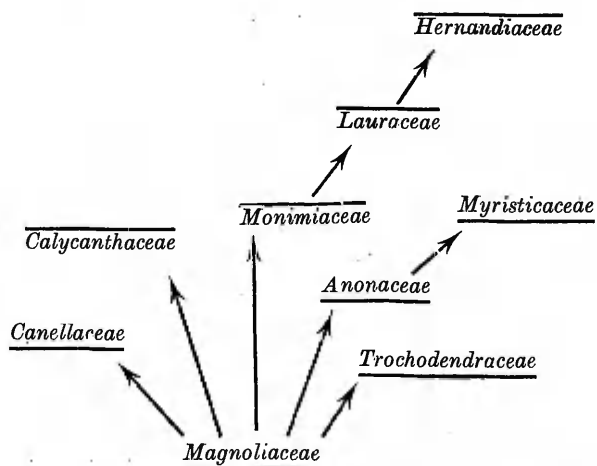


Рис. 421. Схема филогенетическихъ отношеній семействъ порядка *Anonales* (по Lotsy).

Числовыя же отношенія различныхъ семействъ порядка *Anonales* можно сопоставить въ слѣдующей составленной мною наглядной табличкѣ:

	Число родовъ	Число видовъ	Число моно- типныхъ ро- довъ	Число поли- морфныхъ родовъ
<i>Magnoliaceae</i>	9	100	2	—
<i>Trochodendraceae</i>	2	6	1	—
<i>Cercidiphyllaceae</i>	1	2	—	—
<i>Lactoridaceae</i>	1	1	1	—
<i>Anonaceae</i>	46	800	9	—
<i>Myristicaceae</i>	1	255	—	1
? <i>Canellaceae</i>	4	7	2	—
<i>Calycanthaceae</i>	1	5	—	—
<i>Gomortegaceae</i>	1	1	1	—
<i>Monimiaceae</i>	23	340	11	—
<i>Lauraceae</i>	39	1000	11	2
<i>Hernandiaceae</i>	4	24	1	—

Такимъ образомъ, къ порядку *Anonales* относится 12, или, если исключить семейство *Canellaceae*, 11 семействъ, съ 132 родами, 2541 видомъ, изъ которыхъ монотипныхъ ро-

довъ 39, а политипныхъ или полиморфныхъ родовъ всего 3. Всѣ *Anonales* — деревья или кустарники съ цвѣтами обоеполыми, но часто и раздѣльнополыми: 8 семействъ изъ 12 имѣютъ цвѣты и раздѣльнополые. Цвѣты строенія ациклическаго, спиральнаго, или гемициклическаго, или эуциклическаго. Эуциклическіе цвѣты свойственны высшимъ типамъ порядка, семействамъ *Lactoridaceae*, *Anonaceae*, *Myristicaceae*, *Canellaceae*, *Lauraceae* и *Hernandiaceae*. Большею частью цвѣты съ неопредѣленнымъ количествомъ покроволистиковъ, тычинокъ и пестиковъ, но въ семействахъ *Lactoridaceae*, *Anonaceae*, *Myristicaceae* и *Lauraceae* б. и. м. ясно выраженъ циклическій трехчленный типъ цвѣтка, свойственный собственно однодольнымъ, а не двудольнымъ покрытосѣменнымъ растеніямъ. Хотя въ предѣлахъ порядка *Anonales* мы имѣемъ довольно постепенное усовершенствованіе цвѣтка, начиная съ наиболѣе примитивнаго цвѣтка спиральнаго строенія и со многими свободными пестиками у *Magnoliaceae* и кончая трехчленнымъ многоциклическимъ цвѣткомъ *Lauraceae*, съ однимъ синкарпнымъ пестикомъ, образованнымъ тремя плодолистиками, и съ законами кратныхъ отношеній и чередованія органовъ, все же весь этотъ порядокъ, какъ мы видимъ, представляетъ типъ весьма древній, что ясно и изъ его морфологическаго строенія, и изъ данныхъ палеонтологіи. *Anonales* — это переходный типъ особаго ствола покрытосѣменныхъ растеній, болѣе совершенный, если хотите, чѣмъ *Monochlamydeae*, но отъ него независимый. Этотъ исходный типъ, какъ увидимъ дальше, поведетъ насъ весьма послѣдовательно и непрерывно ко всѣмъ высшимъ типамъ многочисленныхъ, какъ однодольныхъ, такъ и двудольныхъ растеній.

Лекція двадцатая.

Лютикоцвѣтныя — *Ranales*.

Порядокъ *Ranales* настолько тѣсно примыкаетъ своими морфологическими особенностями къ порядку *Anonales*, что многіе систематики (Вармингъ, Энглеръ, Веттштейнъ) соединяютъ оба порядка въ одинъ. Я предпочитаю, однако, вмѣстѣ съ Галлѣе и Лотси, разсматривать входящія сюда семейства, какъ особый порядокъ. Къ порядку *Ranales* я отношу семейства *Menispermaceae*, *Lardizabalaceae*, *Berberidaceae*, *Ranunculaceae*, *Nymphaeaceae* и *Ceratophyllaceae*, семейство же *Dilleniaceae* (см. рис. 443), которое Галлѣе ставитъ во главѣ этого порядка, я, вмѣстѣ съ другими систематиками, не нахожу возможнымъ относить въ этотъ циклъ формъ. Это семейство, такъ же какъ и ранѣе упомянутое семейство *Canellaceae*, находитъ себѣ болѣе подходящее мѣсто среди порядка *Parietales*, являясь, однако, связующимъ звеномъ между порядками *Ranales* и *Parietales*, какъ *Canellaceae* связываютъ порядокъ *Parietales* съ порядкомъ *Anonales*. Изъ всѣхъ шести семействъ порядка *Ranales* наиболѣе близко къ порядку *Anonales* семейство *Menispermaceae*; наиболѣе высокаго развитія достигаетъ семейство *Ranunculaceae*; семейства же *Nymphaeaceae* и *Ceratophyllaceae* являются боковыми вѣтвями порядка *Ranales*, при чемъ *Nymphaeaceae* представляютъ типъ весьма древній, вѣроятно, издавна отвлѣтви-вшійся отъ основного типа *Ranales*.

Начнемъ разсмотрѣніе порядка *Ranales* съ семейства *Menispermaceae*. Это довольно крупное семейство, состоящее изъ 57 родовъ и 260 видовъ монотипныхъ родовъ

въ семействѣ этомъ 25, т. е. немногимъ меньше половины всѣхъ родовъ. *Menispermaceae* б. ч. вьющіяся древесныя растенія съ очередными цѣльными или лопастными листьями и мелкими раздѣльнополыми двудомными цвѣтами (см. рис.



Рис. 422. *Anamirta cocculus* Wight et Arn. ($\frac{1}{3}$) изъ сем. *Menispermaceae* (по Baillon).

422), живушія главнымъ образомъ подъ тропиками обоихъ полушарій. Только немногіе роды (*Menispermum*, *Calyocarpum*) или виды растутъ во внѣтропическихъ областяхъ сѣвернаго полушарія, напримѣръ, *Cocculus carolinus* DC. (см. рис. 423, А, В) въ Сѣверной Америкѣ, *C. Leakea* DC. въ восточной части средиземноморской области, нѣкоторые

виды рода *Cocculus* и *Stephania* въ Японіи. Но въ третичныя эпохи *Menispermaceae*, подобно многимъ другимъ семействамъ, произрастали, повидимому, гораздо далѣе на сѣверѣ. Во внѣтропическихъ областяхъ южнаго полушарія встрѣчаются нѣкоторые виды тѣхъ же родовъ *Cocculus*, *Stephania*, а равно и трехъ другихъ, а также цѣлый рядъ монотипныхъ родовъ (до 7) свойственъ исключительно Австраліи. Тропическіе и субтропическіе роды, по своему географическому распространенію, распадаются на двѣ группы: одни исключительно свойственны тропическимъ странамъ Старога свѣта, Азіи и Африкѣ, другіе, наоборотъ, Америкѣ. Только немногіе роды — *Cissampelos*, *Cocculus* — встрѣча-

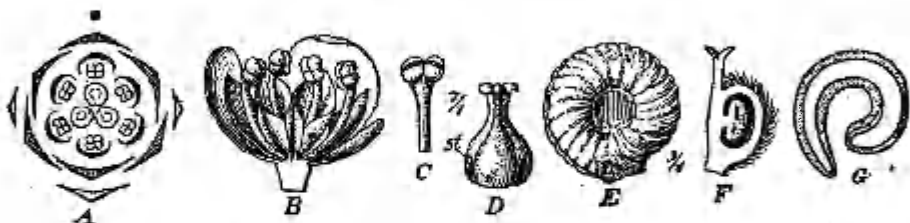


Рис. 423. *Menispermaceae*: А — діаграмма предполагаемаго двуполого цвѣтка *Cocculus carolinus*, В — мужской цвѣтокъ того-же растенія въ продольномъ разрѣзѣ, С, D, E — *Cocculus trilobus*, С — тычинка, D — три пестика съ стаминодіями (st), E — костянка (drupe) сбоку, G — *Cocculus laurifolius* — эндоспермъ и зародышъ въ продольномъ разрѣзѣ, F — *Cissampelos pareira*, пестикъ въ продольномъ разрѣзѣ (по Diels).

ются одновременно подъ тропиками Азіи, Африки и Америки. Наиболѣе крупными родами этого семейства надо считать роды *Cissampelos*, до 70 видовъ, и *Cocculus*, до 30 видовъ. Родъ *Menispermum* (3 вида) идетъ дальше всего на сѣверъ, встрѣчаясь въ лѣсахъ приатлантической Сѣверной Америки (*Menispermum canadense* L.), въ Японіи (*M. diversifolium* Prantl) и въ Сибири, Монголіи, Китаѣ и Японіи (*M. dahuricum* DC.). Въ ископаемомъ состояніи *Menispermaceae* извѣстны изъ мѣлового періода (въ Сѣверной Америкѣ) и изъ третичныхъ отложеній Европы и Сѣверной Америки, и на сѣверъ доходили они до Гренландіи. Остатки эти описаны подъ именемъ *Menispermites*, *Menispermum*, *Cocculites* и *Cocculus*. Изъ пліоцена Австраліи (Neusüdwailes) описанъ плодъ особаго ископаемаго рода *Rhytidocaryon*, похожій на плоды *Cocculus* или *Limacia*. Найденные въ третичныхъ отложенияхъ Венгріи стволы, описанные подъ именемъ *Lillia viticu-*

losa У п г., весьма близки по анатомическому строению древесины къ древесинѣ *Cosciniun fenestratum* (Oäртп.) Colebr., растущей въ Индіи и на островѣ Цейлонѣ. Наконецъ, можно указать еще на вымершій родъ *Macclintockia* Heer, одними авторами относимый къ этому семейству, другими же къ семейству *Urticaceae* (см. выше стр. 267). Во всякомъ случаѣ ископаемые остатки *Menispermaceae* далеко не рѣдки и указываютъ на давнишнее существованіе семейства этого на земномъ шарѣ и на его прежде, болѣе широкое на сѣверѣ географическое распространіе. Присутствіе выдѣлительныхъ клѣтокъ въ тканяхъ листьевъ и другихъ вегетативныхъ органовъ сближаетъ семейство *Menispermaceae* съ порядкомъ *Anonales*, но, по другимъ морфологическимъ признакамъ своимъ, семейство это ближе всего стоитъ къ семейству *Berberidaceae*, съ которымъ оно филогенетически связывается при посредствѣ семейства *Lardizabalaceae*. Цвѣты *Menispermaceae* (см. рис. 423) построены по трехчленному или двучленному циклическому типу, чѣмъ сближаются отчасти съ *Lauraceae*, главнымъ же образомъ съ *Berberidaceae*. Формула мужского цвѣтка будетъ $K_{3+3} C_{3+3} A_{3+3}$, но тычинки б. ч. срстаются у нихъ нитями въ одинъ пучекъ или колонку, какъ у *Myristicaceae*, а пыльники вскрываются трещинами (см. рис. 423, C), а не клапанами, какъ у *Lauraceae* и *Berberidaceae*. Далѣе, особенность *Menispermaceae*, указывающая на болѣе низкое филогенетическое положеніе семейства этого въ системѣ, это — апокарпный гинецей (рис. 423, D). Въ женскомъ цвѣткѣ имѣется б. ч. три свободныхъ пестика, изъ которыхъ каждый состоитъ изъ одного плодолистика, съ одногнѣздной, одно- или двусѣменной верхней завязью (рис. 423, F). Плодъ *Menispermaceae* — б. и. м. серповидно изогнутая костянка (рис. 423, E, G), откуда и названіе семейства. О процессѣ опыленія этихъ вьющихся древесныхъ растений извѣстно мало, но во всякомъ случаѣ наблюдалось посѣщеніе цвѣтовъ ихъ двукрылыми, перепончатокрылыми и мелкими жуками. У *Menispermaceae*, какъ и у многихъ другихъ представителей *Polycarpicae*, наблюдается ненормальное анатомическое строеніе стеблей, уклоняющееся отъ типа двудольныхъ, а именно, у нихъ нерѣдко образуются вторичныя зоны сосудистыхъ пучковъ.

Маленькое семейство *Lardizabalaceae*, насчитывающее

въ составѣ своемъ всего 7 родовъ и 11 видовъ, при чемъ 3 рода монотипныхъ, представлено также б. ч. вьющимися, рѣже прямостоячими древесными растениями, но съ листьями пальчатосложными или перистыми (см. рис. 424, 1) и съ цвѣтами какъ раздѣльнополыми (см. рис. 424, 2, 3, 4, 425, 1, 2, 3), такъ и слитнополыми. Представители семейства этого встрѣчаются въ Гималаѣ, въ восточной Азій (Китаѣ, Японіи) и въ Чили, имѣютъ трехчленные циклическіе цвѣты

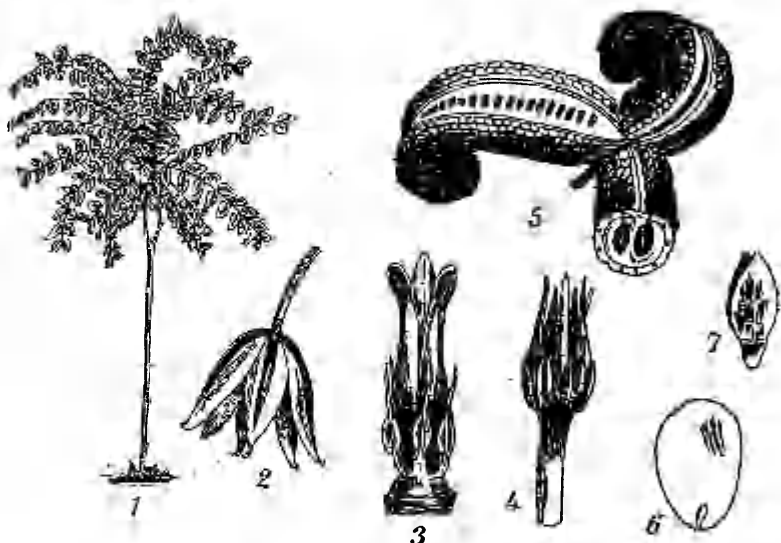


Рис. 424. *Decasnea insignis* H. et Th.: 1 — общій видъ; 2 — цвѣтокъ снаружи; 3 — женскій цвѣтокъ, по удаленіи покроя; видны три пестика и стаминодии; 4 — мужской цвѣтокъ, по удаленіи покроя; 5 — зрѣлый плодъ; 6 — сѣмя въ продольномъ разрѣзѣ; 7 — зародышъ сѣмени (по Bot. Magaz. t. 6731).

(см. рис. 425, 1, 2) и въ каждой завязи большое количество сѣмяпочекъ; плодъ — ягода или мясистая коробочка (см. рис. 424, 5). Морфологическими признаками своими и оригинальнымъ географическимъ распространеніемъ семейство это представляетъ типъ весьма древній. Оно морфологически стоитъ ниже даже семейства *Menispermaceae*, но послѣднее, какъ мы видѣли, имѣетъ болѣе тѣсныя соприкосновения съ *Anonales*; *Lardizabalaceae* же представляютъ типъ переходный между *Menispermaceae* и *Berberidaceae*, къ изученію которыхъ мы теперь и перейдемъ.

Семейство *Berberidaceae* представляет небольшое, но весьма замѣчательное семейство, съ одной стороны, вслѣдствие значительнаго разнообразія въ внѣшнемъ видѣ формъ, его составляющихъ, съ другой стороны, вслѣдствие близкихъ морфологическихъ отношеній формъ этихъ къ различнымъ семействамъ и даже порядкамъ двудольныхъ растений. Роды, входящіе въ составъ этого семейства, частью древесныя рас-

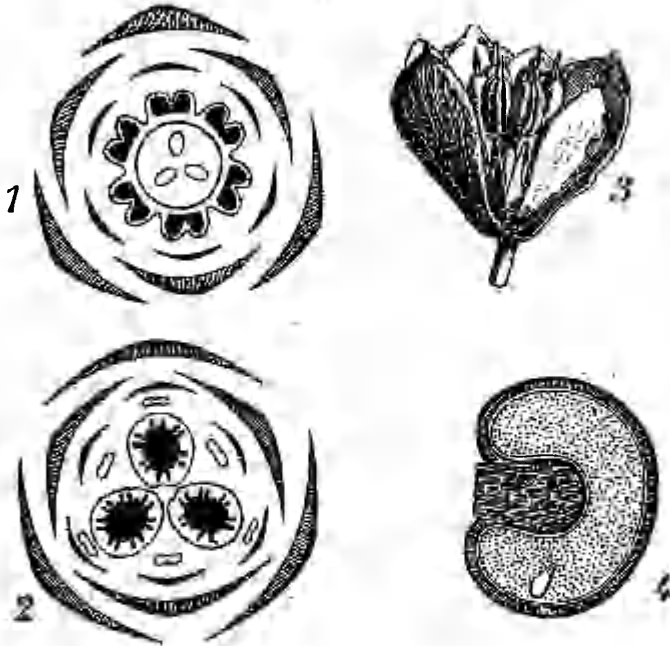


Рис. 425. *Lardizabala bitermata*: 1 — діаграмма мужского цвѣтка, 2 — діаграмма женского цвѣтка, 3 — мужской цвѣтокъ, 4 — сѣмя въ продольномъ разрѣзѣ (по Baillon).

тепня, частью многолѣтнія травы съ простыми или сложными листьями, съ цвѣтами либо одиночными, либо собранными въ цимозныя (часто кистевидныя) соцвѣтія. Всего въ семействѣ этомъ насчитывается около 150 или немного болѣе видовъ, въ нѣсколькихъ родахъ. Самый крупный родъ — *Berberis*, барбарисъ (см. рис. 426), насчитывающій въ себѣ болѣе 100 видовъ. У всѣхъ родовъ этого семейства цвѣты обоеполые, циклическіе. Цвѣточный покровъ состоитъ изъ двухъ категорій листьевъ, расположенныхъ нѣсколькими кругами; внѣшние

листья околоцвѣтника, расположенные въ нѣсколько трехчленныхъ, рѣже дву- или четырехчленныхъ (см. рис. 427) круговъ, съ закономъ чередованія органовъ, соотвѣтствуютъ простому около-



Рис. 426. *Berberis vulgaris* L. — барбарисъ: 1 — вѣтвь съ цвѣтами, 2 — цвѣтокъ въ продольномъ разрѣзѣ, 3 — лепестокъ, 4, 5 — тычинки, 6 — плодъ.

цвѣтнику простѣйшихъ *Polycarpicae*; но этотъ околоцвѣтникъ обыкновенно дифференцируется на двѣ части — наружную, съ менѣе развитыми листьями околоцвѣтника, соотвѣтствующую какъ бы чашечкѣ (см. рис. 429), и внутреннюю, обыкновенно съ болѣе крупными и болѣе развитыми листьями околоцвѣтника, со-

отвѣтствующую вѣнчику; тѣ и другіе обыкновенно, однако, покрашенные. Далѣе, у тѣхъ барбарисовыхъ, которыя относятся новѣйшими авторами къ подсемейству *Berberioideae*, имѣется внутренний (третій) покровъ, состоящій изъ различной формы лепестковидныхъ органовъ, имѣющихъ у своего основания или близъ вершины медо-вики. Эти медоносные



Рис. 427. Цвѣты *Epimedium*: 1 — *Epimedium rubrum*, 2 — продольный разрѣзъ цвѣтка *E. alpinum* (по Веттштейну).

лепестки (см. рис. 428) расположены двумя чередующимися между собою и съ листиками наружнаго покрова кругами (см. рис. 429), въ томъ же числѣ, какъ и въ кругахъ околоцвѣтника, т. е. чаще круги эти трехчленные, рѣже дву- или четырехчленные (см. рис. 427); но идущія за симъ обыкновенно въ изомерномъ количествѣ, расположенныя двумя чередующимися кругами тычинки сидятъ, однако же, противъ

этихъ медолистиковъ (см. рис. 429 и рис. 426, 2); предполагаютъ, что медоносные лепестки возникли, повидимому, изъ тычинокъ (вѣроятно, путемъ расщепленія въ тангентальномъ направленіи) и принадлежать, слѣдовательно, уже андроцею, а не цвѣточному покрову. Медоносные лепестки встрѣчаются не у всѣхъ барбарисовыхъ, а только въ подсемействѣ

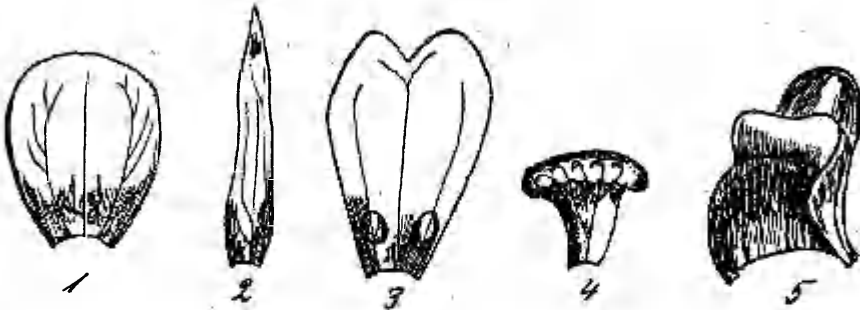


Рис. 428. Нектарники *Berberidaceae*: 1 — *Leontice Chrysogonum* L., 2 — *Nandina domestica* Thunb., 3 — *Berberis Bealei* Curt., 4 — *Leontice thalictroides* L., 5 — *Epimedium elatum* Morr. et Decaisne (6/1) (по Прантлю).

Berberioideae, представляющемъ высшій типъ барбарисовыхъ, куда относится полиморфный родъ *Berberis* (болѣе ста видовъ) (см. рис. 428, 3), два рода, имѣющихъ отъ 10—12 видовъ — *Epimedium* (рис. 427, 428, 5) и *Leontice* (рис. 428, 1, 4), и два рода почти монотипныхъ — *Nandina* (рис. 428, 2), съ однимъ видомъ, и *Jeffersonia*, съ двумя видами. Подсемейство *Podophylloideae*, состоящее изъ родовъ лишь олиготипныхъ — *Podophyllum* (5 видовъ — см. рис. 430), *Diphylla* (2 вида) и *Achlys* (2 вида), равно какъ и другія подсемейства этого семейства такихъ медоносныхъ лепестковъ не имѣютъ.

Тычинки, какъ я сказалъ, обыкновенно у *Berberidaceae* сидятъ двумя чередующимися другъ съ другомъ кругами (см. рис. 429), изомерными кругамъ чашечки, вѣнчика и нектарниковъ (медолистиковъ), т. е. большею частью A_{3+3} , рѣже A_{2+2} или A_{4+4} (см. рис. 427).

Въ родѣ *Podophyllum* (см. рис. 430, 431) обыкновенно

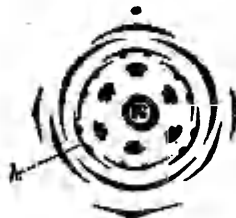


Рис. 429. Диаграмма цвѣтка барбариса — *Berberis*: h — нектарные или медоносные листья (по Вармингу).

околоцвѣтникъ состоитъ изъ нѣсколькихъ трехчленныхъ круговъ (рис. 431, 1), а андроцей двуциклическій трехчленный,



Рис. 430. *Podophyllum peltatum* L. (по Asa Gray).

т. е. тычинокъ 6, но у *P. peltatum* L. и внутренний кругъ околоцвѣтника и оба круга тычинокъ имѣютъ бѣльшее количе-

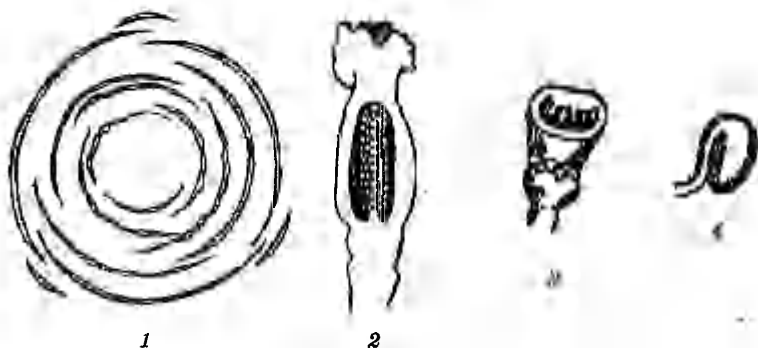


Рис. 431. *Podophyllum peltatum* L. 1 — диаграмма околоцвѣтника; 2 — продольный разрѣзъ черезъ пестикъ, 3 — поперечный разрѣзъ черезъ пестикъ, 4 — сѣмя (по Asa Gray).

ство членовъ — такъ, тычинокъ бываетъ здѣсь до 12. Въ послѣднее время къ семейству *Berberidaceae*, въ видѣ подсемейства *Hydrastioideae*, относятся нѣкоторыми систематиками еще

два рода — *Glaucidium* (см. рис. 432), съ однимъ видомъ, и *Hydrastis* (см. рис. 435), съ двумя видами. Эти два рода имѣютъ, подобно простѣйшимъ *Polycarpicae*, неопредѣленное количество тычинокъ (см. рис. 432, 2 и рис. 435, B), сидящихъ

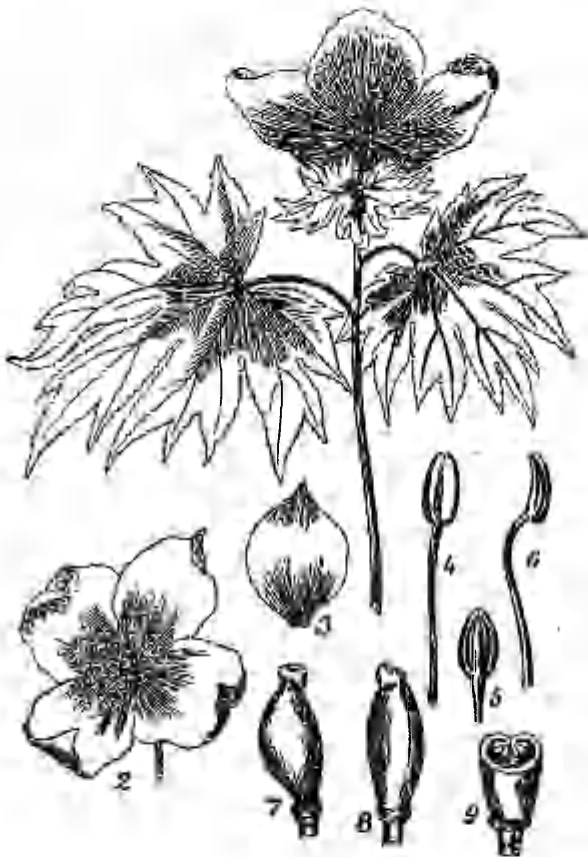


Рис. 432. *Glaucidium palmatum* Sieb. et Zucc.: 1 — общій видъ растения, 2 — цвѣтокъ, 3 — лепестокъ, 4, 5, 6 — тычинки съ разныхъ сторонъ, 7, 8 — пестики съ разныхъ сторонъ, 9 — завязь въ поперечномъ разрѣзѣ (по Siebold и Zuccarini).

ациклически, и, слѣдовательно, *Hydrastioideae* — типъ наиболѣе древнй изъ *Berberidaceae*, отъ котораго произошелъ типъ *Podophylloideae* съ опредѣленнымъ количествомъ тычинокъ, б. ч. A_{3+3} , а отъ этого типа произошелъ уже высшій типъ барбарисовыхъ — *Berberioideae* съ $3+3$ тычинками и $3+3$ ме-долистиками тычиночнаго происхожденя. Что *Podophylloideae*

филогенетически связываются съ *Hydrastioideae* — доказательствомъ тому служитъ *Podophyllum peltatum* (см. рис. 430), съ его неопредѣленнымъ количествомъ тычинокъ (до 12), тогда какъ у остальныхъ видовъ рода *Podophyllum* тычинокъ 3+3. Пыльники многихъ *Berberidaceae* вскрываются клапанами (см.

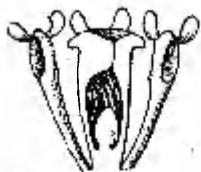


Рис. 433. *Berberis vulgaris* L. — барбарисъ; тычинки и продольный разрѣзъ пестика (по Le Maout и Decaisne).

рис. 433), какъ у *Lauraceae*, рѣже трещинами. Завязь барбарисовыхъ верхняя, б. ч. образованная однимъ плодолистикомъ, одногнѣздная, съ б. и. м. сильно развитымъ вдоль брюшного шва сѣменосцемъ, со многими прямыми сѣмяпочками — у типовъ болѣе примитивныхъ и съ одной или двумя сѣмяпочками, расположенными у основанія завязи, — у типовъ болѣе сложныхъ (см. рис. 433). Но

иногда наблюдается увеличеніе количества плодолистиковъ. Такъ, у *Glaucidium*, изъ подсемейства *Hydrastioideae*, плодолистиковъ 1—3, б. ч. 2, со многими сѣмяпочками (см. рис. 432, 9), а у *Hydrastis* апокарпный гинецей изъ неопредѣленнаго количества плодолистиковъ (см. рис. 435, B), образующихъ столько же пестиковъ, и въ каждомъ пестикѣ по 2 сѣмяпочки (см. рис. 435, E). Чтобы докончить общую характеристику *Berberidaceae*, надо указать еще, что рыльце у нихъ обыкновенно большое, почти сидячее, въ видѣ кружка (см. рис. 431, 2, 432, 7, 8, 433, 435, E), сѣмяпочки съ двумя покровами, изъ которыхъ наружный интегументъ часто превосходитъ внутренній, сѣмена



Рис. 434. Плодъ *Jeffersonia diphylla* Pers. (по Веттштейну).

съ бѣлкомъ (см. рис. 435, E), а плодъ — въ большинствѣ случаевъ ягода (см. рис. 426, 6), рѣже коробочка (см. рис. 434) или орѣшекъ. *Hydrastis* и *Glaucidium*, причисляемыя въ новѣйшее время въ качествѣ особаго подсемейства *Hydrastioideae* къ *Berberidaceae*, до послѣдняго времени относились къ семейству *Ranunculaceae*, вслѣдствіе неопредѣленнаго количества ациклически расположенныхъ тычинокъ и неопредѣленнаго количества апокарпныхъ пестиковъ, и, вмѣстѣ съ

третьимъ родомъ — *Раеонія* (см. рис. 436), составляли въ семействѣ этомъ особое подсемейство — *Раеоніеае*. *Раеоніеае* отличаются отъ остальныхъ *Ranunculaceae* весьма рѣзко тѣмъ, что наружный интегументъ ихъ сѣмяпочекъ мощный и длиннѣе внутренняго, стѣнка завязи мясистая, а рыльце расширенное. Этими признаками *Раеоніеае* ближе подходятъ къ *Berberidaceae*, чѣмъ къ *Ranunculaceae*, и мы видимъ уже, что *Hydrastis* (см. рис. 435) изъ *Раеоніеае* настолько близокъ къ *Podophyllum* (см. рис. 430), что новѣйшіе систематики относятъ родъ этотъ къ семейству *Berberidaceae*. Близость *Hydrastis* къ *Berberidaceae* сказывается еще въ томъ, что въ тканяхъ этого растения обнаруженъ свойственный барбарисовымъ алкалоидъ берберидинъ. Нѣсколько напоминаетъ *Hydrastis* родъ *Achlys* изъ семейства барбарисовыхъ и своимъ околоцвѣтникомъ, а именно, у *Achlys* околоцвѣтникъ совершенно отсутствуетъ, и весь цвѣтокъ состоитъ изъ трехчленного трехкругового андроцея и одного плодолистика въ гинецеѣ. У *Hydrastis* не очень крупный околоцвѣтникъ весьма скоро опадаетъ послѣ распусканія



Рис. 435. *Hydrastis canadensis* L.: А — цѣлое растение, В — цвѣтокъ, С — лепестокъ, D — тычинка, E — пестикъ въ продольномъ разрѣзѣ, F — сѣмя въ продольномъ разрѣзѣ (по Prantl и Asa Gray).

цвѣтка (см. рис. 435, B, C), у *Glaucidium* (см. рис. 432, 2, 3) околоцвѣтникъ состоитъ всего изъ четырехъ очень крупныхъ нѣжно розоваго цвѣта лепестковъ, тоже весьма скоро опадающихъ. Такимъ образомъ *Glaucidium*, въ сущности, по своимъ морфологическимъ признакамъ можетъ быть съ одинаковымъ правомъ отнесенъ и къ семейству *Ranunculaceae*, и къ семейству *Berberidaceae*, и, наконецъ, къ семейству *Papaveraceae* изъ порядка *Rhoeadales*. Блестящій примѣръ ра-

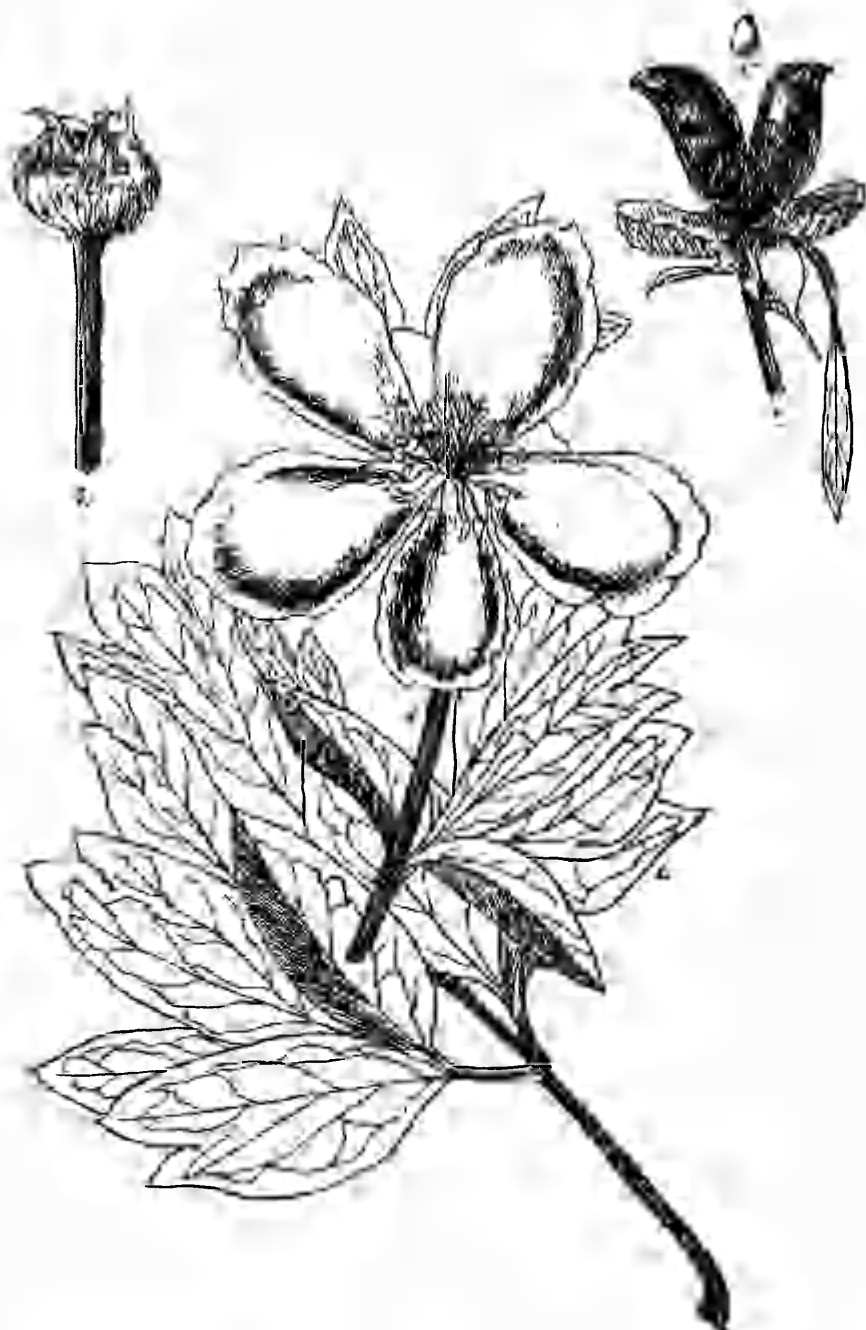


Рис. 436. *Prunella officinalis* L.: 1 — цвѣтокъ, 2 — листь, 3 — отцвѣтшій цвѣтокъ, 4 — плодъ, 5 — сѣмя (по Рейхенбаху, tab. 4743).

стенія прототипнаго, доказывающаго съ убѣдительною филогенетическую близость упомянутыхъ трехъ семействъ. А такъ какъ родъ *Glaucidium* состоитъ изъ одного всего вида, имѣющаго крайне ограниченное географическое распространѣнiе, въ альпахъ сѣверной Японiи, и близокъ къ роду *Hydrastis*, состоящему всего изъ двухъ видовъ: одного — встрѣчающагося въ Японiи же, а другого — въ субарктической и приатлантической Сѣверной Америкѣ, то въ глубокой древности этихъ двухъ родовъ не можетъ быть сомнѣнiя, равно какъ и не можетъ быть сомнѣнiя въ томъ, что оба эти рода являются прототипами трехъ семействъ — *Berberidaceae*, *Ranunculaceae* и *Papaveraceae*. Мы можемъ смѣло относить ихъ въ любое изъ этихъ трехъ семействъ, но, конечно, ближе всего отнести ихъ къ *Berberidaceae*, что и дѣлаютъ новѣйшіе авторы. Но тогда родственный съ этими двумя родами родъ *Paeonia* (см. рис. 436) остается въ семействѣ *Ranunculaceae* еще болѣе обособленнымъ, чѣмъ ранѣе, и Галлье, чтобы быть послѣдовательнымъ, причисляетъ и этотъ родъ къ семейству *Berberidaceae*. Изолированное положенiе рода *Paeonia* среди *Ranunculaceae* въ послѣднее время выразилось даже въ установленiи Worsdell'емъ въ 1908 году особаго семейства *Paeoniaceae*. Родъ *Paeonia* съ его 15-ю видами, имѣющими, подобно большинству *Berberidaceae*, весьма характерное для третичныхъ типовъ разрозненное географическое распространѣнiе, отличается отъ остальныхъ *Berberidaceae* сильнѣе всего. *Paeonia* (см. рис. 436) имѣетъ зеленую чашечку изъ 5 чашелистиковъ, при чемъ чашелистики довольно постепенно переходятъ въ верхушечные вегетативные листья побѣга (см. рис. 436, 3, 4). Вѣнчикъ состоитъ изъ 5—8 окрашенныхъ въ розовый, бѣлый или желтый цвѣтъ крупныхъ лепестковъ (рис. 436, 1). Тычинки въ неопредѣленномъ количествѣ, сросшія у основанiя своего въ особое кольцевидное образованiе. Плодолистиковъ нѣсколько, апокарпныхъ (часто 3). Мнѣ кажется, что выдѣленiе рода *Paeonia* изъ семейства *Ranunculaceae* и причисленiе его къ семейству *Berberidaceae* вполне послѣдовательно, и можно было бы линiю въ семействѣ *Berberidaceae* выдѣлить *Paeonia* въ особое подсемейство *Paeoniaeae*. Кромѣ *Paeonia*, Галлье къ семейству *Berberidaceae* причисляетъ еще монотипный родъ *Berberidopsis*, растущій въ Чили

(см. рис. 437). Этотъ родъ до послѣдняго времени относился къ семейству *Flacourtiaceae* (см. рис. 438, A) изъ порядка



Рис. 437. *Berberidopsis corallina* Hook. fн.: A — общій видъ, B — листъ, C, D — цвѣты, E — тычинки и пестикъ, F — пестикъ, G — тычинка (по Bot. Magaz., 5343).

Parietales. Цвѣты *Berberidopsis* (см. рис. 437, C, D) имѣютъ трехчленный многоциклический околоцвѣтникъ, трехчленный двуциклический андроцей (см. рис. 437, E, 438, A) и трехчленный, но синкарпный гинецей (см. рис. 437, F, 438, A), съ одногнѣздной завязью и большимъ количествомъ сѣмяпочекъ въ завязи. Сѣмяпочки *Berberidopsis* сидятъ въ завязи на развѣтвленной плацентѣ. Такъ какъ такія же плаценты встрѣчаются и въ семействѣ *Berberidaceae*, а по внѣшнему виду *Berberidopsis* очень напоминаетъ *Berberis* (см. рис. 437, A, B и ср. съ рис. 426), то мы, вмѣстѣ съ Галле и Лотси, можемъ и этотъ монотипный родъ отнести къ семейству *Berberidaceae*, но съ синкарпнымъ гинецеемъ,

въ противоположность всѣмъ остальнымъ барбарисовымъ. Родъ *Berberidopsis* служитъ въ такомъ случаѣ связующимъ звеномъ между *Berberidaceae* и семействомъ *Flacourtiaceae* изъ порядка *Parietales*.

Вернемся нѣсколько назадъ; припомнимъ, что это не

единственный случай родственныхъ отношеній *Polycarpicae* къ порядку *Parietales*. Мы видѣли среди магноліевыхъ небольшое семейство *Canellaceae*, одними авторами относимое къ порядку *Parietales*, другими — къ отдѣлу *Polycarpicae*, къ порядку *Anonales*. Мы упоминали выше, что принадлежащее къ порядку *Parietales* семейство *Dilleniaceae* (см. рис. 443) Галлье относитъ къ отдѣлу *Polycarpicae* и ставитъ его во главѣ порядка *Ranales*. Наконецъ, мы видимъ монотипный



Рис. 438. Сем. *Flacourtiaceae*: *A* — *Berberidopsis corallina*, цвѣтокъ въ продольномъ разрѣзѣ безъ околоцвѣтника; *B—D* — *Kiggelaria africana*, *B* — мужской цвѣтокъ въ продольномъ разрѣзѣ, *D* — женскій цвѣтокъ въ продольномъ разрѣзѣ, *C* — листокъ околоцвѣтника, *s* — его чешуйка; *E* — *Paropsia reticulata*, продольный разрѣзъ цвѣтка безъ листиковъ околоцвѣтника (*bl*), *k* — корона, *st* — нити тычинокъ; *F, G* — *Prockia crucis*, *F* — продольный разрѣзъ цвѣтка безъ околоцвѣтника, *G* — завязь въ поперечномъ разрѣзѣ; *H* — *Carpotroche brasiliensis* — поперечный разрѣзъ плода (по В а р б у р г у).

родъ *Berberidopsis*, который, въ сущности, съ одинаковымъ правомъ можно отнести и къ семейству *Berberidaceae* изъ порядка *Ranales*, и къ семейству *Flacourtiaceae* (см. рис. 438) изъ порядка *Parietales*. Ясно, что эти порядки — *Ranales*, *Anonales* и *Parietales* филогенетически близки другъ къ другу. Но порядки *Anonales* и *Ranales* принадлежатъ къ отдѣлу *Polycarpicae*, къ весьма примитивнымъ покрытосѣменнымъ растениямъ; порядокъ же *Parietales* занимаетъ довольно высокое мѣсто въ системѣ, среди остальныхъ типичныхъ двудольныхъ растений. Рядомъ съ порядкомъ *Parietales* въ современныхъ естественныхъ системахъ ставится (напримѣръ, у

Энглера) порядокъ *Myrtiflorae*; это одинъ изъ высшихъ типовъ свободнолепестныхъ двудольныхъ, ибо здѣсь цвѣты съ нижней завязью, и вслѣдъ за этимъ порядкомъ идетъ уже переходъ къ наиболѣе высшему типу двудольныхъ, къ сrostнолепестнымъ. И къ этому высшему порядку свободнолепестныхъ двудольныхъ мы имѣемъ переходные типы среди рассматриваемаго отдѣла *Polycarpicae*, а именно, въ семействахъ *Lauraceae* и *Hernandiaceae*. Эти два семейства, о которыхъ я вамъ подробнѣ говорилъ на прошлой лекціи, будучи филогенетически тѣсно связаны съ низшими *Polycarpicae*, съ *Magnoliaceae*, имѣютъ въ строеніи своемъ нѣкоторыя черты, общія съ *Thymelaeineae* изъ порядка *Myrtiflorae*. Я нарочно не упомянулъ объ этомъ на прошлой лекціи, ибо тогда вы, можетъ быть, не обратили бы должнаго вниманія на это указаніе. Теперь, когда вы въ лицѣ *Berberidaceae* познакомились съ такимъ древнимъ типомъ *Polycarpicae*, который имѣетъ филогенетическія отношенія въ различныхъ стороны — и къ *Ranunculaceae*, и къ *Papaveraceae*, и къ *Lardizabalaceae* (послѣднія Галлье склоненъ также причислить къ семейству *Berberidaceae*, но мы за нимъ въ этомъ отношеніи не послѣдуемъ), когда въ лицѣ монотипнаго чилийскаго кустарника *Berberidopsis* (рис. 437) мы имѣемъ такого представителя семейства *Berberidaceae*, который связываетъ порядокъ *Ranales* съ высокоорганизованными *Parietales*, фактъ филогенетическаго родства *Lauraceae* съ еще болѣе высокоорганизованнымъ порядкомъ *Myrtiflorae* не долженъ пройти для васъ незамѣченнымъ, ибо мы имѣемъ сейчасъ дѣло не съ единичнымъ страннымъ явленіемъ, а съ цѣлымъ рядомъ фактовъ, имѣющихъ болѣе глубокое филогенетическое значеніе.

Итакъ, большое разнообразіе типовъ, говоритъ Ветштейнъ, соединенныхъ подъ именемъ *Berberidaceae*, соответствуетъ различнымъ родственнымъ отношеніямъ этого семейства. Съ одной стороны, семейство это стоитъ весьма близко къ ранѣе изученнымъ семействамъ — *Lardizabalaceae*, *Menispermaceae* и даже *Lauraceae*, съ другой стороны, оно весьма близко къ *Ranunculaceae*; но вмѣстѣ съ тѣмъ оно обнаруживаетъ филогенетическія связи къ сосѣднимъ и болѣе удаленнымъ порядкамъ, а именно, къ порядкамъ *Rhoadales* (къ семейству *Papaveraceae*) и къ порядку *Parietales* (къ семейству *Flacourtiaceae* — см. рис. 438). Въ томъ объемѣ,

въ какомъ мы понимаемъ здѣсь это семейство, оно состоитъ изъ 12 родовъ и болѣе 150 видовъ. Монотипныхъ среди этихъ родовъ 3 и очень много олиготипныхъ. Родовъ, насчитывающихъ всего 2 вида, съ очень разрозненнымъ географическимъ распространениемъ, въ семействѣ этомъ — 4. Родовъ, имѣющихъ отъ 5—15 видовъ, — 4, и всего 1 родъ политипный, насчитывающій въ себѣ болѣе 100 видовъ—это родъ *Berberis*.

Посмотримъ, какъ распространены *Berberidaceae* по земному шару. Монотипный родъ *Berberidopsis* (см. рис. 437) водится лишь въ Чили, *Glaucidium* (см. рис. 432) — лишь въ Японіи, *Nandina* — въ Японіи и Китаѣ. Роды, заключающіе въ себѣ по два вида, имѣютъ такое распространение:

Hydrastis (см. рис. 435): 1 видъ въ Японіи, 2-й видъ въ Канадѣ и приатлантическихъ штатахъ Сѣверной Америки.

Diphylleia: 1 видъ въ Японіи и на Сахалинѣ, 2-й видъ въ приатлантическихъ штатахъ Сѣверной Америки.

Achlys: 1 видъ въ Японіи, 2-й видъ въ приатлантическихъ штатахъ Сѣверной Америки.

Jeffersonia (см. рис. 434): 1 видъ въ Манчжуріи, 2-й видъ въ приатлантическихъ штатахъ Сѣверной Америки.

Какое поразительное совпаденіе и какое блестящее доказательство большой древности этого прототипнаго для многихъ высшихъ типовъ семейства!

Но пойдѣмъ дальше:

Родъ *Podophyllum* (см. рис. 430), съ 5-ю видами, распространенъ въ Китаѣ, на островѣ Формозѣ и въ Гималаѣ и затѣмъ опять таки въ приатлантическихъ штатахъ Сѣверной Америки.

Родъ *Epimedium* (см. рис. 427), съ 11 видами, распространенъ въ Японіи, Китаѣ, Кашмирѣ, Тибетѣ, далѣе, въ Европѣ, Алжирѣ, на Кавказѣ и въ Персіи и, наконецъ, въ Сѣверной Америкѣ.

Родъ *Leontice*, съ 10—12 видами, распространенъ въ Японіи, на Амурѣ, затѣмъ, въ южной Европѣ, на Кавказѣ, въ Авганистанѣ и Туркестанѣ, далѣе, на Алтаѣ и, наконецъ, въ Канадѣ и въ приатлантическихъ штатахъ Сѣверной Америки.

Родъ *Raconia* (см. рис. 436), съ 15-ю видами, распространенъ въ восточной и центральной Азіи, далѣе, въ Европѣ

и на Кавказѣ и, наконецъ, въ притихоокеанскихъ штатахъ Сѣверной Америки.

Наконецъ, обширный родъ *Berberis* (см. рис. 426), насчитывающій болѣе 100 видовъ, имѣетъ такое географическое распространеніе: въ центральной Азіи, нѣсколько видовъ въ средиземноморской области Европы, 1 видъ въ средней Европѣ, нѣсколько видовъ въ Китаѣ и Японіи; многочисленные виды въ Сѣверной и Южной Америкѣ, гдѣ вдоль Андъ родъ этотъ доходитъ на югъ до Огненной Земли.

Географическое распространеніе семейства *Berberidaceae*, вмѣстѣ съ разнообразной и рѣзкой расчлененностью его типовъ въ морфологическомъ отношеніи (небольшое семейство это приходится дѣлить, по крайней мѣрѣ, на 5 самостоятельныхъ подсемействъ: *Paeoniaeae*, *Berberidopsioideae*, *Hydrastioideae*, *Podophylloideae*, *Berberioideae*), ясно указываетъ на прототипность и большую древность этого семейства, на прежнее широкое его географическое распространеніе по земному шару. Въ ископаемомъ состояніи представители этого семейства найдены, правда, лишь въ третичныхъ отложеніяхъ, да и то всего 5 видовъ рода *Berberis* изъ третичныхъ отложеній юга Франціи, сѣверной Италіи и Швейцаріи. Но и эти немногочисленные находки весьма знаменательны. Родъ *Berberis* дѣлится на двѣ секціи — *Euberberis*, съ цѣльными листьями, и *Mahonia*, съ листьями вѣчнозелеными, непарноперистыми. Секція *Euberberis* насчитываетъ болѣе 80 видовъ, представители которыхъ встрѣчаются нынѣ и въ Европѣ. Секція же *Mahonia*, болѣе древняя, насчитываетъ въ себѣ всего до 20 видовъ, распространенныхъ въ настоящее время главнымъ образомъ въ Сѣверной Америкѣ и Мексикѣ, а также встрѣчающихся въ Китаѣ и центральной Азіи. Представителей секціи *Mahonia* въ Европѣ нынѣ не имѣется. Найденные въ третичныхъ отложеніяхъ южной Европы ископаемые виды рода *Berberis* весьма близки къ нынѣ живущимъ видамъ — сѣверо-американскому *Berberis Aquifolium* Pursh и китайскому *B. Fortunei* Lindl., принадлежащихъ какъ разъ къ секціи *Mahonia*. Очевидно, что эта секція имѣла въ третичный періодъ болѣе широкое географическое распространеніе, чѣмъ въ настоящее время.

Но семейство *Berberidaceae* имѣетъ для насъ и еще

другой глубокой филогенетический интерес. Представители этого семейства имѣютъ много признаковъ, свойственныхъ однодольнымъ растеніямъ, а потому это семейство является не только прототипомъ высшихъ двудольныхъ, какъ мы видѣли уже, но и однимъ изъ прототиповъ растений однодольныхъ. Мы уже видѣли, что большинство *Berberidaceae* имѣютъ цвѣты трехчленные, свойственные собственно однодольнымъ. Но это не единственный морфологический признакъ, связующій *Berberidaceae* съ однодольными.

У нѣкоторыхъ *Berberidaceae* сѣмядоли, по изслѣдованіямъ Lewis, срослись между собою, представляя переходъ къ типу сѣмядолей однодольныхъ. Lewis изслѣдовалъ въ этомъ отношеніи 3 вида — *Podophyllum peltatum* (см. рис. 430), *Jeffersonia diphylla* (см. рис. 434) и *Leontice (Caulophyllum) thalictroides* — всѣ три вида, растущіе въ приатлантическихъ штатахъ Сѣверной Америки. При первоначальномъ заложеніи сѣмядолей зачатокъ ихъ представляетъ у всѣхъ трехъ видовъ сначала широкое, кольцевидное, открытое съ одной лишь стороны образованіе. Это кольцевидное образованіе у *Podophyllum*'а вытягивается затѣмъ въ длинный трубчатый органъ, всецѣло замыкающій въ себя верхушечную почечку зародыша, какъ это наблюдается и у однодольныхъ; у *Leontice* почечка зародыша тоже находится среди сѣмядолей, сомкнутыхъ своими краями, а у *Jeffersonia*, хотя сѣмядоли и срослись между собою, какъ у двухъ предыдущихъ родовъ, но почечка свободна и не заключена среди сѣмядолей. У всѣхъ трехъ родовъ почечка развита очень слабо и занимаетъ центральное положеніе. Аналогичное конгенитальное срастаніе двухъ сѣмядолей въ одну наблюдали еще ранѣе Lewis (въ 1904 г.), Lyon (въ 1901 г.) и Cook (въ 1902 г.), какъ мы увидимъ далѣе, у *Nymphaea*, и тамъ это срастаніе двухъ сѣмядолей въ одну настолько характерно выражено, по типу однодольныхъ, что оба послѣднихъ автора предложили *Nymphaeaceae* изъ двудольныхъ перенести къ однодольнымъ (см. рис. 439). Срастаніе двухъ сѣмядолей въ одну наблюдается, однако, не только въ семействахъ *Berberidaceae* и *Nymphaeaceae*. Holm (въ 1899 г.) приводитъ такое же срастаніе сѣмядолей въ болѣе или менѣе длинный трубчатый органъ у *Leontice altaica* и *L. vesicaria* изъ семейства *Berberidaceae* и у цѣлаго ряда представителей род-

ственного съ *Berberidaceae* семейства *Ranunculaceae*, а именно, у *Anemone*, *Ranunculus*, *Eranthis*, *Delphinium*, *Aconitum*. Наблюдается явленіе это и въ болѣе высоко организованныхъ семействахъ, напримѣръ (по Holm'у), у нѣкоторыхъ *Umbelliferae* (*Ferulago*, *Prangos*, *Smyrniun*, *Bunium*, *Chaerophyllum bulbosum*), *Cucurbitaceae* (у *Megarrhiza californica*), *Limnanthaceae* (*Limnantes Douglasii*), вѣроятно, у всѣхъ *Polygonaceae* (какъ примѣры, указываются *Rheum moorcroftianum*, *Polygonum Bistorta*, *P. viviparum*), у *Primulaceae* (напримѣръ,

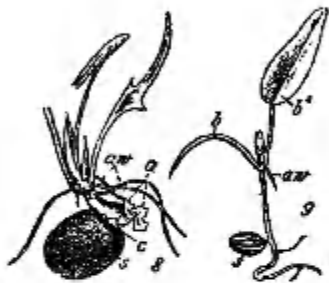


Рис. 439. Проростки *Nymphaeaceae*. 8 — *Euryale ferox* Salisb., 9 — *Nymphaea* sp.: а — дыхательный органъ, aw — придаточный корень, с — сѣмядоля, s — сѣмя, б — первый листъ, б² — второй листъ (по Веттштейну).

Dodecatheon meadia; можно указать также *Cyclamen*). Всѣ эти двудольныя растенія имѣютъ, однако же, одну, образовавшуюся изъ конгенитальнаго сращенія сѣмядолю и такимъ образомъ въ этомъ отношеніи скорѣе должны быть отнесены къ классу однодольныхъ, если удерживать дѣленіе покрытосѣменныхъ растеній на эти два, на мой взглядъ, крайне искусственные классы.

Berberidaceae имѣютъ, однако, еще и другія особенности въ строеніи, сближающія ихъ

съ однодольными, а именно — разсѣянные сосудисто-волокнуистые пучки въ стеблѣ (см. рис. 440), какъ у однодольныхъ, и весьма своеобразное устройство лептомы, образованной здѣсь изъ однихъ ситовидныхъ сосудовъ и клѣтокъ спутницъ и совершенно лишенной крѣпкой паренхимы. Это наблюдалось Holm'омъ у *Podophyllum peltatum* (рис. 440), а также у *Diphylleia* и *Leontice* изъ семейства *Berberidaceae*, у *Thalictrum* и *Actaea* изъ семейства *Ranunculaceae* и у *Papaver* изъ семейства *Papaveraceae*.

Наконецъ, у *Podophyllum* мы видимъ симподіальное вѣтвленіе корневища съ моноподіальнымъ цвѣточнымъ побѣгомъ, совершенно по типу *Polygonatum* изъ однодольныхъ. Образованіе крупныхъ подземныхъ клубневидныхъ органовъ и крайнее приспособленіе видовъ рода *Leontice* къ геофильному образу жизни также напоминаютъ намъ явленія, весьма обыкновенныя среди *Monocotyledoneae* и сравнительно довольно

рѣдко встрѣчающіяся среди *Dicotyledoneae*. Такимъ образомъ по трехчленному строенію своихъ цвѣтовъ (см. рис. 441), по срастанію двухъ сѣмядолей въ одну, по положенію почечки зародыня среди сѣмядольной трубки, по анатомическому строенію стеблей, по способу вѣтвленія корневищъ и образованію подземныхъ клубней, *Berberidaceae* съ такимъ же успѣхомъ можно было бы отнести къ *Monocotyledoneae*, съ какимъ *Lyop* и *Cook* въ 1901—1902 г. серьезно предлагали перенести въ этотъ именно классъ *Nymphaeaceae* и разсматривать *Dicotyledoneae*,

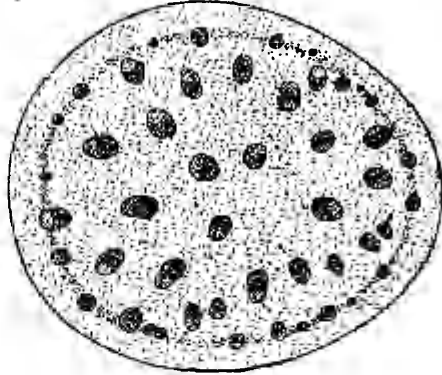


Рис. 440. Поперечный разрѣзъ стебля *Podophyllum peltatum* L. (изъ сем. *Berberidaceae*), съ разсѣянными сосудистоволокнистыми пучками, по типу ~~однопольныхъ~~ (по Ветт-мюллеру).



Рис. 441. Цвѣтокъ *Berberis*, барбариса, построенный по трехчленному многоциклическому типу.

какъ происшедшія отъ *Monocotyledoneae* черезъ *Nymphaeaceae*. Конечно, такая крайняя точка зрѣнія едва ли найдетъ сочувствіе у многихъ систематиковъ, но что *Berberidaceae* вмѣстѣ съ другими низшими типами покрытосѣменныхъ растений (напримѣръ, *Piperaceae*, *Polygonaceae*, *Ranunculaceae*, *Nymphaeaceae* и нѣкоторыми другими) являются прототипами не только для типичныхъ высшихъ двудольныхъ, но и для однодольныхъ, это мнѣ кажется вполне яснымъ изъ вышеизложеннаго.

Всѣ многочисленныя разсмотрѣнныя на предыдущей лекціи *Anonales* (болѣе 2500 видовъ, въ 132 родахъ и 12 семействахъ), какъ вы помните, представлены исключительно растениями деревянистыми (деревьями, иногда весьма крупными, рѣже кустарниками); простѣйшія семейства *Ranales* — *Menispermaceae* и *Lardizabalaceae* (въ 271 видѣ и 64 родахъ) представлены также породами древесными. Въ семействѣ *Berberidaceae* древесными породами являются обширный родъ *Berberis* (болѣе 100 видовъ), *Berberidopsis*, *Landina* и одинъ

или два вида рода *Paeonia* — *Paeonia Moutan* Sims съ подвидомъ *P. papaveracea* Andr. — оба въ Японіи и въ Китаѣ (Ганьсу) — кустарные піоны. Остальныя *Berberidaceae* — это многолѣтнія травянистыя растенія, б. и. м. приспособленныя къ геофильному образу жизни, съ б. и. м. развитыми подземными деревянистыми корневищами или клубнями (напримѣръ, у *Leontice*).

Обширное семейство *Ranunculaceae*, насчитывающее въ себѣ до 25 родовъ, въ 1200 видахъ, причемъ 4 рода изъ 25 монотипныхъ, а 3 рода политипныхъ, представлено главнымъ образомъ растеніями травянистыми, многолѣтними, но иногда (гораздо рѣже, конечно) даже и однолѣтними. Древесныя породы среди *Ranunculaceae* встрѣчаются весьма рѣдко, да и то въ видѣ вьющихся ліанообразныхъ кустарниковъ, а не въ видѣ настоящихъ крупныхъ деревьевъ, которыя этому семейству уже абсолютно не свойственны. Низшіе типы *Ranunculaceae* представлены формами по строенію цвѣтовъ своихъ весьма примитивными, очень похожими, напримѣръ, на *Magnoliaceae*; высшіе типы *Ranunculaceae* ушли по пути эволюціи цвѣтка и по приспособленію его къ перекрестному опыленію при помощи вполне опредѣленныхъ высокоразвитыхъ и интеллигентныхъ насѣкомыхъ весьма далеко, въ нѣкоторыхъ отношеніяхъ гораздо дальше не только всѣхъ до сихъ поръ рассмотренныхъ *Monochlamydeae* и *Polycarpiceae*, но и выше многихъ болѣе высоко организованныхъ типовъ двудольныхъ растеній съ пятичленными пятициклическими цвѣтами. Таковы, напримѣръ, роды *Aconitum* (см. рис. 455) и *Delphinium* (см. рис. 456), имѣющие сложно устроенные, ясно выраженные зигоморфныя (двусимметричныя) цвѣты, отлично приспособленные къ перекрестному опыленію при помощи опредѣленныхъ перепончатокрылыхъ насѣкомыхъ. Напримѣръ, *Aconitum* (рис. 455), насчитывающій въ себѣ до 60 видовъ, настолько тѣсно приспособилъ строеніе своихъ зигоморфныхъ цвѣтовъ къ опыленію при помощи шмелей (*Bombax*), что географическое распространеніе рода этого по земному шару зависитъ отъ географическаго распространенія шмелей и вполне съ нимъ совпадаетъ. Такія же сложныя приспособленія къ опыленію при помощи опредѣленныхъ насѣкомыхъ находимъ мы въ родахъ *Delphinium* (см. рис. 456), *Nigella* (см. рис. 460), *Aqui-*

legia (см. рис. 449). Другіе роды *Ranunculaceae* приспособлены къ опыленію при помощи различныхъ насѣкомыхъ, которыхъ они привлекаютъ къ себѣ, либо предоставляя имъ медъ, выдѣляемый, какъ и у *Berberidaceae*, особыми медовиками, медовыми листиками, метаморфозированными тычинками (см. рис. 454), либо пыльцу, въ изобиліи образующую многочисленными тычинками *Ranunculaceae*. Приспособляясь къ перекрестному опыленію при помощи насѣкомыхъ, цвѣты *Ranunculaceae* чаще всего являются протерандричными или гомогамными, рѣже они протерогиничны. Изрѣдка встрѣчаются приспособленія къ вѣтровому опыленію (напримѣръ, у *Thalictrum minus*, имѣющаго висячія тычинки, гладкія пыльцевыя зернышки и весьма слабо развитой невзрачный и скоро опадающій околоцвѣтникъ), но здѣсь несомнѣнно вѣтровой способъ опыленія — явленіе вторичное, а не первичное, какъ у многочисленныхъ простѣйшихъ вѣтроопыляемыхъ *Monochlamydeae*.

Ranunculaceae огромнымъ большинствомъ своихъ видовъ распространены нынѣ въ сѣверныхъ внѣтропическихъ областяхъ земного шара. Къ сожалѣнію, палеонтологія почти не даетъ намъ никакихъ указаній относительно прежняго географическаго распространенія этого семейства на землѣ и относительно времени появленія типа *Ranunculaceae*; но, судя по современному географическому его распространенію, можно съ большой долей вѣроятности составить себѣ представленіе, что и этотъ типъ, какъ многіе другіе ранѣе разсмотрѣнные, происхожденія арктическаго, и что онъ имѣлъ нѣкогда циркумполярное географическое распространеніе. Нѣкоторыя группы видовъ свойственны исключительно Сѣверной Америкѣ, другіе сѣверо-американскіе виды имѣютъ корреспондирующія формы въ восточной и центральной Азіи или даже идентичны съ послѣдними. Средиземноморская область является центромъ развитія для цѣлага ряда типовъ *Ranunculaceae*, какъ это мы видѣли и для другихъ новѣйшихъ типовъ, напримѣръ, среди семейства *Caryophyllaceae*. Роды *Helleborus*, *Nigella*, секція *Ranunculastrum* рода *Ranunculus* почти исключительно свойственны средиземноморской области. Альпы высокихъ горъ сѣвернаго полушарія выработали нѣкоторыя своеобразныя формы; такъ, альпійской области европейскихъ горъ свойственны

секціи *Hypolepium* и *Thora* рода *Ranunculus*. *Callianthemum rutifolium* (L.) С. А. Меу. встрѣчается въ идентичныхъ формахъ высоко въ горахъ Алтая, въ Альпахъ Европы и на Пиренеяхъ, другіе два вида этого высокогорнаго рода — одинъ свойственъ лишь Гималаю, а другой восточнымъ Альпамъ Европы.

Всѣ *Ranunculaceae* дѣлятся на два подсемейства: 1) *Helleboreae* — съ сѣмяпочками въ два ряда (рѣдко 1—2 сѣмяпочки) вдоль брюшного шва (см. рис. 447, 455, *B*, *C*, 456, *З*, 460, *A*, *B*); плодъ — коробочка, листовка, рѣже ягода; 2) *Anemoneae* — сѣмяпочки одиночныя, возникаютъ у основанія брюшного шва; плодъ — орѣшекъ (см. рис. 453).

Helleboreae весьма рѣдко встрѣчаются подъ тропиками или въ южныхъ внѣтропическихъ областяхъ земного шара; напримѣръ, нѣкоторые виды рода *Delphinium* произрастаютъ въ Передней Индіи и восточной Африкѣ; секція *Psychrophila* рода *Caltha*, въ 6—8 видахъ, встрѣчается въ южномъ полушаріи, тогда какъ 10 его видовъ секціи *Eucaltha* свойственны внѣтропической части сѣвернаго полушарія. Изъ антарктическихъ видовъ рода *Caltha* (калужницы) 4—6 видовъ встрѣчаются въ Андахъ и въ антарктической части Южной Америки, 1 видъ въ Новой Зеландіи и 1 видъ въ Австраліи.

Наоборотъ, *Anemoneae*, въ общемъ, типъ болѣе развитой, чѣмъ *Helleboreae*; имѣя преобладающее распространеніе въ сѣверномъ внѣтропическомъ поясѣ земного шара, такъ же, какъ и *Helleboreae*, отдѣльными представителями своими заходитъ нерѣдко и въ тропическія и внѣтропическія страны южнаго полушарія, но обыкновенно эти тропическіе и антарктическіе типы филогенетически близко родственны съ типами сѣверными, бореальными. Изъ *Anemoneae* лишь роды *Adonis*, *Oxygraphis* и *Trautvetteria* исключительно свойственны сѣверному полушарію, внѣтропической его области. *Thalictrum* единичными видами, близко родственными видамъ бореальнымъ, заходитъ на югъ до Передней Индіи, Мексики и Капской колоніи. Родъ *Anemone* (см. рис. 442) отдѣльными родственными группами видовъ вдоль Андъ проникаетъ на югъ до антарктической области Южной Америки; въ Чили встрѣчается своеобразная группа рода *Anemone* — *Barneoudia*, а въ Африкѣ двѣ такихъ группы — *Pulsatilloides* и *Knowltonia*, совершенно несвойственныя внѣтропической части сѣ-

вернаго полушарія и развившіяся, слѣдовательно, аутохтонно въ южномъ полушаріи изъ основного бореальнаго распростра-



442. *Anemone allanca* Fisch. изъ Вологодской губ. (по И. А. Перфильеву).

нивагося далеко на югъ типа *Anemone*. Для странъ южныхъ и тропическихъ особенно характеренъ родъ *Clematis*. Это обширный родъ, насчитывающій въ себѣ до 170 видовъ, раздѣляющійся на 5 секцій и представленный главнымъ образомъ вьющимися кустарниками съ крупными красивыми цвѣтами. Изъ этого рода секція *Pseudanemone* исключительно свойственна Африкѣ, *Naravetia* — тропической Передней Индіи; *Aristatae* и часть *Vitalbae* встрѣчаются въ Новой Голландіи и Новой Зеландіи, *Wightianae* по преимуществу свойственны Африкѣ и Передней Индіи. Въ ископаемомъ состояніи найдены плоды нѣкоторыхъ видовъ рода *Clematis* въ третичныхъ отложеніяхъ Европы, близъ Энингена и Радобоя; въ настоящее время обширный тропическій родъ *Clematis* очень мало характеренъ для флоры Европы.

Обширный родъ *Ranunculus* (см. рис. 453), насчитывающій до 250 видовъ, распространенъ по всему земному шару, преобладая, однако, также въ внѣтропическихъ областяхъ сѣвернаго полушарія. Въ третичныхъ отложеніяхъ Энингена найдены были плодики, описанные О. Гееромъ подъ именемъ *Ranunculus emendatus* Heer. Здѣсь можно вскользь упомянуть еще объ отпечаткахъ стоповидныхъ листьевъ рода *Dewalquea*, найденныхъ въ верхнемѣловыхъ отложеніяхъ и сравниваемыхъ съ родомъ *Helleborus*; но, конечно, принадлежность этого ископаемаго рода къ семейству *Ranunculaceae* весьма проблематична.

Семейство *Ranunculaceae* неопредѣленнымъ количествомъ тычинокъ и многочисленными апокарпными плодолистиками своими, расположенными, тѣ и другіе, обыкновенно по спирали, ациклически (см. рис. 446, 447, 448), ближе всего филогенетически стоитъ къ *Magnoliaceae* и *Anonaceae*, представляя дальнѣйшее развитіе и усовершенствованіе этого древняго типа *Polycarpicae*, приспособленное къ болѣе современнымъ условіямъ существованія. Но *Ranunculaceae* отличаются отъ *Magnoliaceae* и *Anonaceae* строеніемъ пыльцы и отсутствіемъ масленистыхъ железокъ въ тканяхъ листьевъ и другихъ вегетативныхъ органовъ, и если производить филогенетически *Ranunculaceae* отъ *Magnoliaceae*, то надо допустить, что существовали нѣкогда нынѣ вымершія формы, которыя Лотси называетъ *Proranales*, совмѣщавшія въ себѣ частью признаки *Magnoliaceae*, частью — *Ranunculaceae*.

Нѣкоторые систематики сближаютъ съ *Ranunculaceae* семейство *Dilleniaceae*, относящееся къ порядку *Parietales* и дѣйствительно представляющее типъ переходный между *Ranales* и *Parietales*. *Dilleniaceae* (см. рис. 443), такъ же какъ и *Ranunculaceae*, имѣютъ неопредѣленное количество тычинокъ, происшедшихъ,

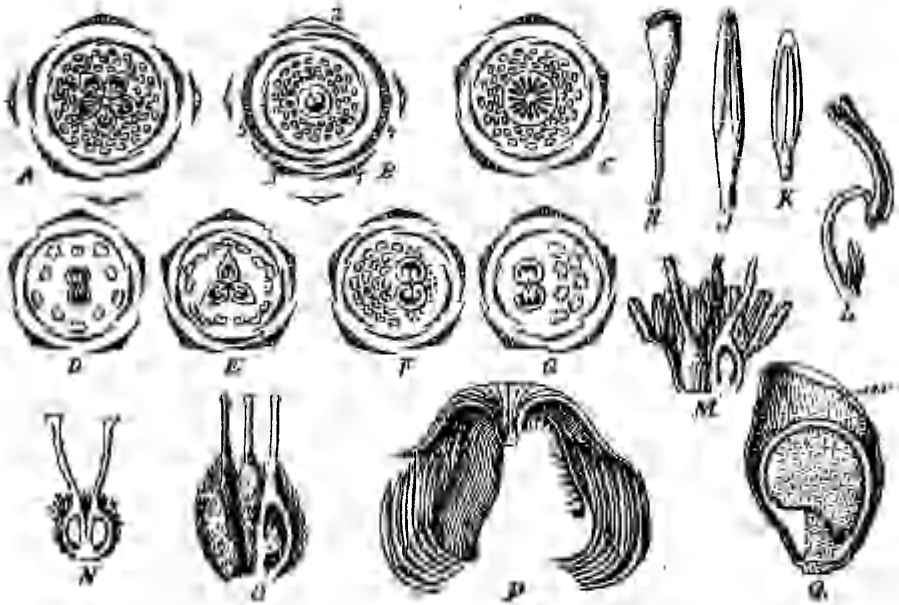


Рис. 443. Сем. *Dilleniaceae*. A — G — диаграммы цвѣтовъ: A — *Tetracera volubilis*, B — *Davilla rugosa*, C — *Actinidia strigosa*, D — *Hibbertia salicifolia*, E — *H. glaberrima*, F — *H. hypericoides*, G — *H. stricta*. H—L — тычинки: H — *Tetracera assa*, J — *Dillenia ochreatea*, K — *Hibbertia cuneiformis*, L — *Sauraua polyantha*. M — пестики и тычинки *Hibbertia cuneiformis*. N — пестикъ *Curatella americana*. O — пестикъ *Tetracera lasiocarpa*. P — гинецей и андроцей *Dillenia indica* въ продольномъ разрѣзѣ. Q — сѣмя съ ариллусомъ (*ar*) *Dillenia subsessilis*; у основанія очень маленький зародышъ (по Гильгу).

однако, путемъ многократнаго расщепления первоначально заложеннаго небольшого числа ихъ, у *Ranunculaceae* же, такъ же какъ и у другихъ *Polycarpicae*, большое количество тычинокъ въ цвѣткѣ есть явлеше, какъ мы знаемъ, первичное. Наиболѣе родственно, однако, какъ мы видѣли выше, семейство *Ranunculaceae* съ семействомъ *Berberidaceae*. Близкія филогенетическія отношенія этихъ двухъ семействъ особенно ясно выражаются хотя бы уже неопредѣленнымъ положеніемъ въ системѣ группы *Raeonae* съ его тремя родами: *Glau-*

cidium (см. рис. 432), *Hydrastis* (см. рис. 435) и *Paeonia* (см. рис. 436). Большинство авторовъ относитъ, по крайней мѣрѣ, родъ *Paeonia* къ семейству *Ranunculaceae*; мы видѣли, что Worsdell выдѣлилъ родъ *Paeonia* въ особое семейство *Paeoniaceae*, а Галлѣе и Лотси относятъ всѣ три рода группы *Paeoniaceae* къ семейству *Berberidaceae*, въ чемъ я вполне согласенъ съ этими авторами. Но, относя всѣ три рода къ

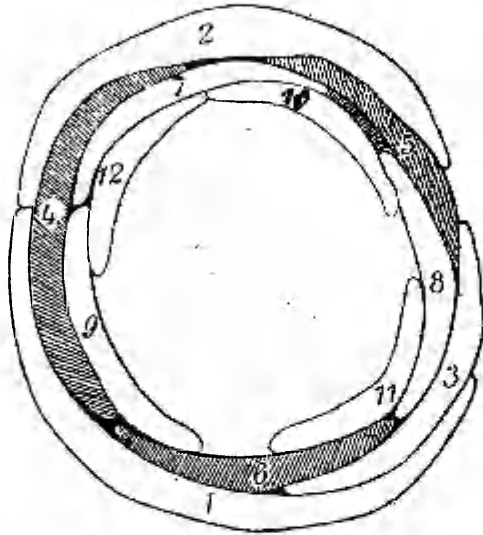


Рис. 444. Диаграмма околоцвѣтника *Trollius europaeus*, демонстрирующая, по Шрёдингеру, переходъ ациклическаго расположенія покроволистиковъ, по формулѣ $\frac{2}{5}$, въ трехчленное двуциклическое расположеніе.

семейству *Berberidaceae*, я не могу закрыть глаза и на то, что эти три рода, какъ я уже сказалъ раньше, имѣютъ не мало общаго и съ *Ranunculaceae*, и что отнесеніе ихъ къ *Ranunculaceae*, какъ собственно общепризнано, не представляетъ ничего неестественнаго. Главное отличіе *Ranunculaceae* отъ *Berberidaceae* это то, что у *Berberidaceae* цвѣтки большей частью трехчленные (рѣже двучленные), многоциклическіе, и большей частью одинъ всего плодолистикъ, а

у *Ranunculaceae* цвѣты большей частью неопредѣленночленные, спиральные, ациклическіе (какъ у *Magnoliaceae*), и гинецей состоитъ тоже изъ неопредѣленнаго количества апокарпныхъ плодолистиковъ.

Но характеристика эта не абсолютна. Есть типичныя *Ranunculaceae* съ однимъ всего, однако, плодолистикомъ въ гинецеѣ (напримѣръ, *Actaea* или нѣкоторые виды рода *Delphinium* — см. рис. 456, 457). Хотя количество членовъ въ цвѣтахъ большинства *Ranunculaceae* весьма неопредѣленное, съ ясно выраженнымъ, однако, стремленіемъ къ переходу отъ многочленности къ пятичленности, но, по мнѣшю Schödingera и Лотси, изъ неопредѣленночленного цвѣтка *Ra-*

nunculaceae легко перейти и къ типу цвѣтка трехчленного, свойственнаго *Berberidaceae*, какъ показываетъ прилагаемая, по Schrödinger'у, диаграмма цвѣтка *Trollius* (см. рис. 444), и Лотси описываетъ въ своихъ лекціяхъ *Berberidaceae* послѣ *Ranunculaceae*, выводя ихъ какъ бы изъ *Ranunculaceae* или, по крайней мѣрѣ, выводя оба типа изъ *Magnoliaceae* черезъ *Proranales*, какъ показываетъ приводимая схема филогенетическаго родства различныхъ группъ *Ranales*, составленная по Лотси (см. рис. 445):

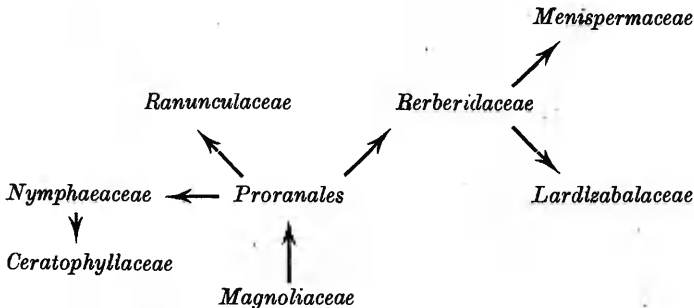


Рис. 445. Схема филогенетическаго родства семействъ порядка *Ranales* (по Лотси).

Изъ предыдущаго ясно, однако, что во всякомъ случаѣ *Berberidaceae*, какъ типъ весьма древній, нынѣ вымирающій, никакъ нельзя выводить изъ *Ranunculaceae*, а изъ *Berberidaceae* нельзя выводить *Menispermaceae* и *Lardizabalaceae*, какъ показано въ схемѣ Лотси. *Menispermaceae* и *Lardizabalaceae* являются типами филогенетически предшествующими *Berberidaceae*; сами же *Berberidaceae*, вмѣстѣ съ *Nymphaeaceae*, представляютъ до извѣстной степени тѣ исходные типы, близкіе къ *Proranales*, изъ которыхъ возникли затѣмъ *Ranunculaceae*, достигшія въ болѣе сложныхъ представителяхъ *Helleboreae* и *Anemoneae* наиболѣе высокой ступени развитія въ порядкѣ *Ranales*.

Для *Berberidaceae*, какъ мы уже знаемъ, весьма характерно сильное развитіе наружнаго интегумента сѣмяпочки, превышающаго внутренній интегументъ. У *Ranunculaceae* наружный интегументъ сѣмяпочки не длиннѣе внутренняго, а иногда бываетъ всего одинъ интегументъ, внутренній, и лишь у *Ranunculaceae*, обычно относимыхъ къ *Ranunculaceae*, наблюдается такое же сильное развитіе наружнаго интегумента сѣ-

мяпочекъ, какъ у *Berberidaceae*, почему я и отношу *Raeoniaceae*, вмѣстѣ съ новѣйшими авторами, къ этому послѣднему семейству.

Что касается ациклическаго расположенія частей цвѣтка у *Ranunculaceae*, то здѣсь въ этомъ семействѣ можно различать три типа цвѣтка: типичные ациклическіе цвѣты, т. е. такіе, у которыхъ всѣ органы расположены спирально, такъ что въ случаѣ изомеріи, чашелистики и лепестки вѣнчика не чередуются другъ съ другомъ; таковы, напримѣръ, цвѣты *Adonis* (см. диаграмму на рис. 446), у котораго чашелистики расположены по формулѣ

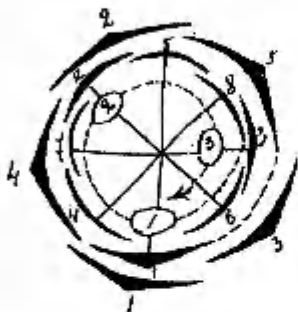


Рис. 446. Диаграмма ациклическаго цвѣтка *Adonis* (изображены околоцвѣтникъ и только три тычинки); чашелистики располагаются по формулѣ $\frac{2}{5}$, лепестки и прочіе органы цвѣтка по формулѣ $\frac{3}{8}$ (по Вармингу).

листки расположены по формулѣ $\frac{2}{5}$, а лепестки и прочіе органы цвѣтка по формулѣ $\frac{3}{8}$. У *Nigella* и *Helleborus* (см. рис. 447), а равно у *Aconitum* (см. рис. 455) и *Delphinium* (см. рис. 456), также типичное ациклическое расположеніе частей цвѣтка, причемъ чашечка по формулѣ $\frac{2}{5}$, а лепестки тоже $\frac{2}{5}$ или $\frac{3}{8}$, $\frac{5}{13}$, $\frac{8}{21}$; тычинки и плодолистки нерѣдко располагаются въ цвѣтахъ этихъ даже по высшимъ дробямъ этого ряда. Типичные ациклическіе цвѣты встрѣчаются въ семействѣ *Ranunculaceae*

какъ у типовъ весьма примитивныхъ, такъ сказать исходныхъ (какъ, напримѣръ, у *Helleborus* — см. рис. 447), такъ и у типовъ высоко развитыхъ, какъ, напримѣръ, *Aconitum* (см. рис. 455) или *Delphinium* (см. рис. 456). Вслѣдствіе закона корреспондирующихъ стадій развитія, столь часто встрѣчающагося въ природѣ, одинъ и тотъ же цвѣтокъ можетъ въ одномъ отношеніи стоять на высокой ступени развитія (зигоморфія у цвѣтовъ *Aconitum* — см. рис. 455 или *Delphinium* — см. рис. 456, 457), сохраняя, однако, въ другихъ отношеніяхъ свои примитивные признаки (полная ацикличность и полимерія органовъ въ тѣхъ же цвѣтахъ *Aconitum* и *Delphinium*).

Второй типъ цвѣтовъ *Ranunculaceae* — это цвѣты гемициклическіе, т. е. такіе, у которыхъ чашелистики и лепестки расположены чередующимися кругами, а остальные

органы — спирально. Таковы, напримѣръ, цвѣты *Ranunculus* (см. рис. 448), *Myosurus* и др. родовъ.

Третій типъ цвѣтовъ *Ranunculaceae* — это цвѣты эуциклическіе, т. е. такіе, у которыхъ всѣ органы расположены чередующимися между собою кругами. Въ этихъ цвѣтахъ уже всецѣло проведены законы кратныхъ отношеній и чередованія органовъ. Напримѣръ, мы встрѣчаемъ такіе цвѣты у *Aquilegia* (см. рис. 449), *Xanthorrhiza* (см. рис. 450, 451, 452), иногда у *Eranthis*. У *Aquilegia* (см. диаграмму на рис. 449) имѣется пять окрашенныхъ чашелистиковъ, пять чередующихся съ

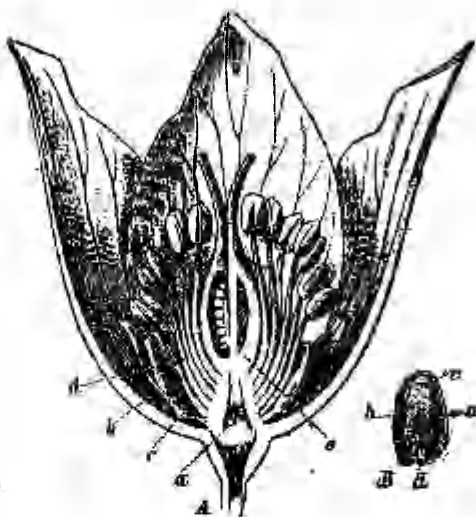


Рис. 447. *Helleborus niger* L. A — цвѣтокъ въ продольномъ разрѣзѣ: *a* — цвѣтоложе, *b* — цвѣточный покровъ, *c* — медовики, *d* — тычинки, *e* — пестики. B — сѣмя въ продольномъ разрѣзѣ: *a* — сѣменная кожура, *b* — *garbe*, *c* — эндоспермъ, *d* — зародышъ (по Berg и Schmidt).

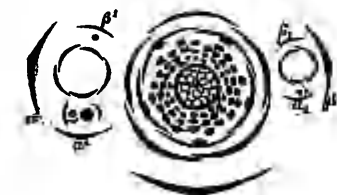


Рис. 448. Диаграмма дихазія *Ranunculus acris*: *a*, *β*, *a*₁, *a*¹, *β*₁, *β*¹ — прицвѣтники; побѣги прицвѣтниковъ *a*¹, *a*₁ — андромные. Боковые цвѣтки только намѣчены. Цвѣтокъ въ чашечкѣ и вѣнчикѣ циклическій, въ андроцеѣ спиральный, по формулѣ $\frac{1}{11}$ (по Вармингу).

деть: $K_5 C_5 A_5 \times (8-12) G_5$.

У *Xanthorrhiza* (см. рис. 450), маленькаго кустарничка, съ

ними и снабженныхъ большими шпорцами (медовиками — *sp*) воронковидныхъ окрашенныхъ лепестковъ, много тычинокъ, но въ кратномъ пяти количествѣ и расположенныхъ нѣсколькими кругами, а не спирально, и пять противочашечныхъ плодолистиковъ. Самая внутренняя тычинки въ андроцеѣ *Aquilegia* часто превращаются въ стаминодии, занимающие 1—2 круга (см. рис. 449). Формула цвѣтка *Aquilegia* бу-

желтой древесиной и такой же корой и съ мелкими полигамными цвѣтами, расположенными въ многоцвѣтковые рѣдкія соцвѣтія, водящагося въ приатлантическихъ штатахъ Сѣ-



Рис. 449. *Aquilegia vulgaris*. Диаграмма цвѣтка: *sp* — нѣпорцы (по Вармингу).

верной Америки, цвѣты мелкіе, состоятъ изъ 5 бурыхъ легко опадающихъ листочковъ околоцвѣтника (см. рис. 451, 1), изъ 5 чередующихся съ ними двуллопастныхъ нектарниковъ (см. рис. 451, 1 и 452, 3), 5 или десяти чередующихся съ ними тычинокъ (рис. 452, 1, 2), и отъ 5 до 10 плодolistиковъ (рис. 451, 2, 4), тоже б. ч. чередующихся съ тычинками. Въ каждой завязи 1 или 2 сѣмяпочки (рис. 451,

3, 5). Формула цвѣтка *Xanthorrhiza* будетъ: $K_5 T_5 A_{5(+5)} G_5$.
У болѣе низко организованныхъ *Ranunculaceae* около-

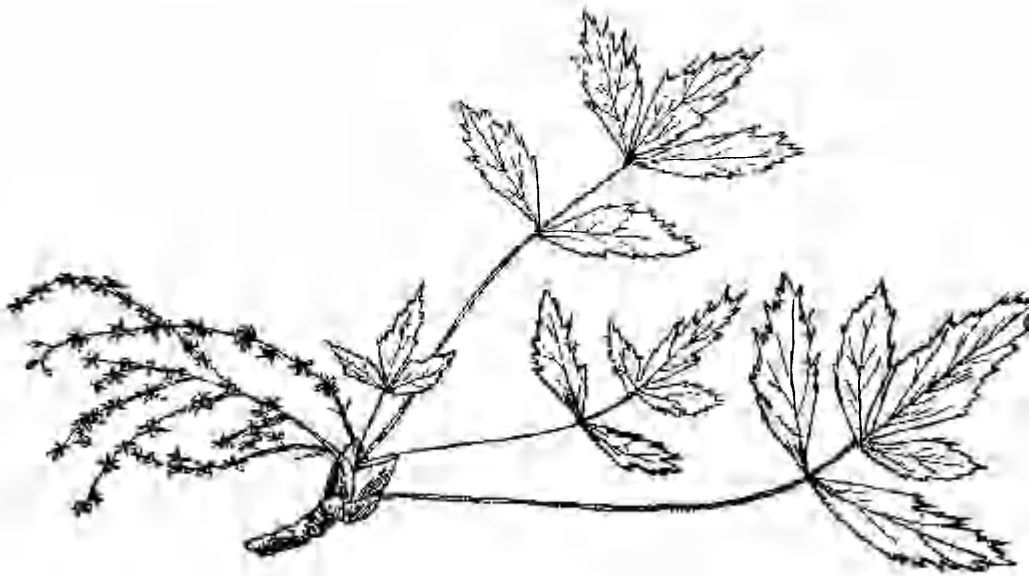


Рис. 450. *Xanthorrhiza apifolia* L'Hér. Вѣтвь съ цвѣтами (по Прантлю).

цвѣтникъ простой, б. ч. вѣничковидно-покращенный, напримѣръ, у *Caltha*, *Anemone* (см. рис. 442), *Thalictrum*, *Clematis*. Околоцвѣтникъ у этихъ растений представляетъ собственно чашечку съ лепестковидными, однако, чашелистиками. У болѣе высоко организованныхъ *Ranunculaceae* околоцвѣтникъ двойной (см. рис. 453); наружный околоцвѣтникъ состоитъ

изъ окрашенныхъ лепестковидныхъ чашелистиковъ — это будетъ чашечка; внутреннй околоцвѣтникъ, тоже окрашенный, состоитъ изъ б. и. м. листовидно - расширенныхъ



Рис. 451. *Xanthorrhiza apifolia* L'Hér.: 1 — цвѣтокъ, 2 — гинецей, 3 — пестикъ въ продольномъ разрѣзѣ, 4 — сборный плодъ, 5 — плодикъ въ продольномъ разрѣзѣ (по Asa Gray).

лепестковъ, несущихъ, однако, б. и. м. развитые медовики. По своему происхожденію, медолистки эти представляютъ



Рис. 452. *Xanthorrhiza apifolia* L'Hér.: 1, 2 — тычинки; 3 — нектарникъ (по Asa Gray).

метаморфозированныя тычинки наружнаго цикла или спирали, подобно такимъ же медолиstickамъ въ семействѣ *Berberidaceae* (см. выше рис. 428, на стр. 439); ихъ называютъ въ настоящее время не лепестками (petala), а ме-

довиками (terala) (см. рис. 454). Иногда terala эти еле замѣтны, слабо листовидно - расширены и всецѣло обращены въ медовики, приготовляющие медъ, на примѣръ, у *Trollius*'а (рис. 454, B). Въ другихъ родахъ terala развиваются весьма сильно и, образуя медовыдѣляющие органы, вмѣстѣ съ тѣмъ играютъ и роль лепестковъ вѣнчика, т. е. превращаются въ настоящія petala, образующія хорошо развитой вѣнчикъ, на примѣръ, у *Ranunculus* (см. рис. 453, 454, D, E), *Aquilegia* (см. рис. 449). Въ пер-



Рис. 453. Продольный разрѣзъ цвѣтка лютика — *Ranunculus sceleratus* L. (по Baillon), какъ примѣръ цвѣтка съ сильно выпуклымъ цвѣтоложемъ, съ неопредѣленнымъ количествомъ спирально-расположенныхъ плодущихъ органовъ цвѣтка (плодолистиковъ и тычинокъ) и съ двойнымъ покровомъ (чашечкой и вѣнчикомъ).

вомъ случаѣ цвѣтокъ ясно однопокровный съ вѣнчиковидной чашечкой; во второмъ случаѣ онъ ясно двупокровный

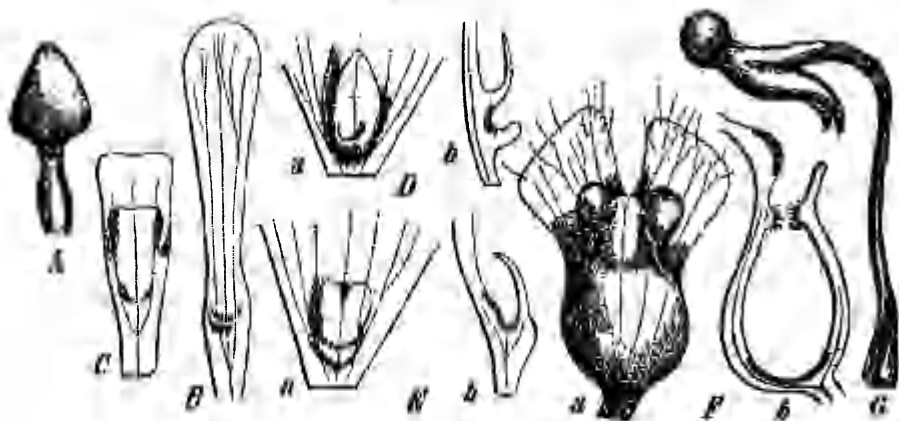


Рис. 454. Медовики или нектарники различныхъ *Ranunculaceae*, увеличен.: *A* — *Anemone pulsatilla*, *B* — *Trollius europaeus*, *C* — *Leptopyrum fumaroides*; *D* — *Ranunculus plataniifolius*: *a* — совнутри, *b* — въ продольномъ разрѣзѣ; *E* — *Ranunculus acer*: *a* и *b* — то же; *F* — *Nigella damascena*: *a* и *b* — то же; *G* — *Aconitum Napellus* (по Прантлю).

(см. рис. 453, 448), состоитъ изъ окрашеннаго вѣнчика и б. ч. тоже, хотя и слабѣе окрашенной чашечки. Тераля у *Ranunculaceae*, такъ же какъ и у *Berberidaceae*, могутъ имѣть разнообразную форму и строение (см. рис. 454); они встрѣчаются, на-

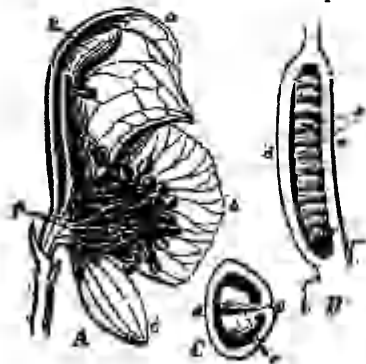


Рис. 455. *Aconitum Napellus*. *A* — продольный разрѣзъ цвѣтка: *a* — половина шлемовиднаго чашелистика, *b*, *c* — два другие чашелистика, *k* — медовикъ, *f* — пестики. *B* — продольный разрѣзъ завязи. *C* — поперечный разрѣзъ ея: *v* — брюшной шовъ, *d* — спинной шовъ, *o* — сѣмяпочки (по Вармингу).

примѣръ, въ родахъ *Helleborus* (см. рис. 447, *c*), *Eranthis*, *Nigella* (рис. 454, *F*, 460, *C*, *D*), *Ranunculus* (рис. 454, *D*, *E*), *Delphinium* (рис. 456, 2, 457), *Aconitum* (рис. 454, *G*, 455, *A*, *k*) и др.

У *Aconitum* (см. рис. 455) цвѣтокъ состоитъ изъ 5 неравной величины окрашенныхъ чашелистиковъ (*a*, *b*, *c*), изъ которыхъ задний (*a*) шлемовидный. Лепестковъ въ цвѣткѣ этомъ 0; два лепестка, задние, превращены въ длинноноготковые медовики, имѣющие видъ коньковъ (см. рис. 455, *A*, *k* и 454, *G*); они заключены въ шлемо-

видномъ чашелистикѣ. Остальные 6 лепестковъ малы или вовсе не развиты, и ихъ происхожденіе изъ тычинокъ, ихъ стаминодіальная натура весьма вѣроятна. Тычинки (рис. 455, А) располагаются по формулѣ $\frac{3}{8} - \frac{5}{18}$; плодolistиковъ обыкновенно 3 (рис. 455, А, f), со многими сѣмяпочками (рис. 455, В, С). Формула цвѣтка будетъ, слѣдовательно, такая: $K_5 T_8 A_\infty G_3$. Цвѣтокъ ясно зигоморфный.

Такой же ясно зигоморфный, сильно развитой цвѣтокъ мы встрѣчаемъ у обширнаго рода *Delphinium* (см. рис. 456), насчитывающаго въ себѣ до 120 видовъ. Планъ строения его тотъ же, что у *Aconitum*, только



Рис. 455. *Delphinium consolida* L.: 1—цвѣтущая вѣтвь, 2 — продольный разрѣзъ цвѣтка, 3 — плодъ, 4 — сѣмя.



Рис. 457. Диаграмма цвѣтка *Delphinium consolida* L., безъ тычинокъ (по Б. Н. Мисловскому).

б. ч. нѣтъ 4 переднихъ лепестковъ, а два задніе лепестка со шпорцами (рис. 456, 2, 457), играющими роль медовиковъ и заключенными въ самый задній лепестковидный чашелистикъ, снабженный, въ свою очередь, тоже узкимъ шпорцемъ. Тычинки и плодolistики *Delphinium* расположены по формуламъ: $\frac{3}{8}, \frac{5}{18}, \frac{8}{21}$. У подрода *Consolida* рода *Delphinium*, выделяемаго нѣкоторыми систематиками въ особый родъ, имѣется въ цвѣткѣ одинъ всего лепестокъ,

образовавшійся отъ сращенія 4 лепестковъ, и одинъ всего плодolistикъ (см. рис. 456, 2, 3, 457).

Заслуживаетъ еще вниманія рассмотрѣніе плода *Ranunculaceae*. Основная форма плода этого семейства, конечно, листовка, образованная однимъ плодолистикомъ. По краямъ

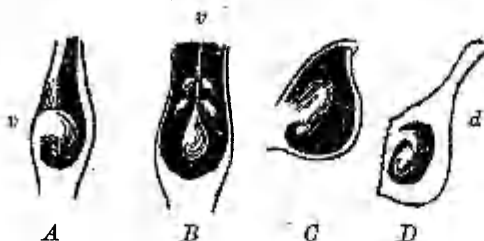


Рис. 458. Продольные разрѣзы завязей. *A*, *B* — *Clematis*, *C* — *Ranunculus*, *D* — *Mulsur*: *v* — брюшной шовъ, *d* — спинной шовъ (по Вармингу).

плодолистика этого, вдоль его брюшного шва (см. рис. 455, *B*, *C*, *v*, 458, *B*), располагаются два ряда сѣмяпочекъ (*o*); но у болѣе высоко организованныхъ родовъ число сѣмяпочекъ низведено до одной, сидящей по срединѣ, подъ срос-

шимися краями плодолистика; иногда, однако, надъ этой плодущей сѣмяпочкой находятся незрѣлыя и безплодныя сѣмяпочки, никогда не развивающіяся въ сѣмена (см. рис. 458, *A*, *B*). Это указываетъ намъ на то, что односѣмяпочковыя завязи произошли здѣсь изъ многосѣмяпочковыхъ путемъ атрофіи остальныхъ сѣмяпочекъ. Въ этомъ послѣднемъ случаѣ плодики — орѣшки (см. рис. 458, *C*, *D*) и развиваются въ большемъ числѣ, чѣмъ въ тѣхъ случаяхъ, когда плоды листовки (см. рис. 448, 453). На этомъ признакѣ основано подраздѣленіе всего семейства на два подсемейства — *Helleboreae* и *Anemoneae*, какъ мы это видѣли уже выше.

Заканчивая обзоръ *Ranunculaceae*, надо упомянуть

еще, что у нихъ, такъ же какъ у *Berberidaceae*, сѣмя доли нерѣдко срастаются черешками, образуя такимъ образомъ трубочку, изъ которой, прорывая ее сбоку, выходитъ почечка

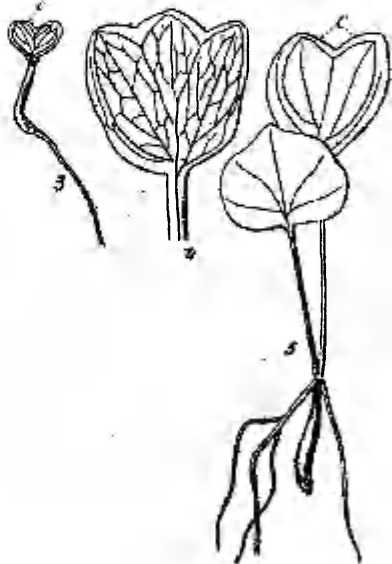


Рис. 459. Проростки *Ficaria ranunculoides* съ одною сѣмядолю, происшедшею отъ сращенія двухъ сѣмядолей (*c*).

зародыша. Срастаніе сѣмядолей бываетъ здѣсь еще болѣе полное, простираясь и на ихъ пластинку (у *Eranthis*, *Ranunculus*, *Ficaria*), и такія растенія могутъ быть смѣло названы однодольными (см. рис. 459). Однодольность *Ranunculaceae*, такъ же какъ и у *Berberidaceae*, сказывается въ способѣ расположенія сосудистоволокнистыхъ пучковъ въ стеблѣ (напримѣръ, у *Actaea*, *Cimicifuga*, *Thalictrum*). Въ качествѣ признака первобытной организаціи *Ranunculaceae* надо указать на то, что у *Ficaria* и у *Eranthis* зародышъ въ созрѣвшемъ сѣмени еще совершенно не развитъ и начинаетъ развиваться лишь послѣ ихъ высѣванія. У той

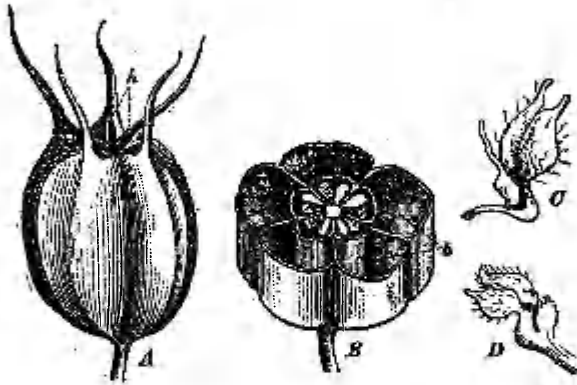


Рис. 460. *Nigella damascena* L.: A — плодъ; B — поперечный разрѣзъ его; D — нектарникъ; C — нектарникъ *N. arvensis* (по Вармингу).

же *Ficaria* при прорастаніи сѣмени происходитъ недоразвитіе главнаго корня (см. рис. 459, фиг. 5), какъ у однодольныхъ.

Семейство *Ranunculaceae* родственно также съ семействомъ *Papaveraceae* изъ слѣдующаго порядка *Rhoeadales*, съ которымъ мы познакоимся на будущей лекціи. Сходство съ *Papaveraceae* выражается въ неопредѣленномъ количествѣ плодолистиковъ. Но у *Papaveraceae* гинецей синкарпическій, а у *Ranunculaceae* въ огромномъ большинствѣ случаевъ апокарпическій. Впрочемъ, среди *Ranunculaceae* попадаются изрѣдка и случаи синкарпнаго или гемисинкарпнаго гинецея. Примѣръ въ этомъ отношеніи представляетъ родъ *Nigella* (см. рис. 460). У *Nigella* цвѣты имѣютъ 5 вѣнчиковидныхъ чашелистиковъ, 8 небольшихъ двугубыхъ и на верхушкѣ

расщепленныхъ лепестковъ (tepala) (рис. 460, *C, D*), несущихъ медовую ямку, прикрытую нижней губой; тычинокъ много, а плодolistиковъ 5, б. и. м. сросшихся между собою въ синкарпный гинецей (рис. 460, *A, B*). У нѣкоторыхъ видовъ этого рода образуется пестикъ, состоящій не изъ пяти, а

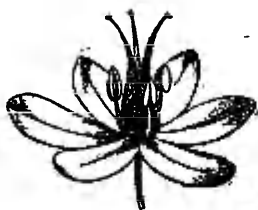


Рис. 461. Гомохламидный, диплохламидный цвѣтокъ *Cabomba aquatica* Aubl. изъ сем. *Nymphaeaceae*.

изъ многихъ плодolistиковъ, но со свободными столбиками; у *N. damascena*, называемой въ общежитіи „дѣвица въ зелени“, наружная оболочка завязи имѣетъ воздушныя камеры (см. рис. 460, *B, b*).

Къ семейству *Ranunculaceae* примыкаютъ еще два небольшихъ семейства: *Nymphaeaceae* и *Ceratophyllaceae*; это исключительно водяныя многолѣтнія травянистыя растения.

Семейство *Nymphaeaceae* состоитъ изъ 8 родовъ и 52 видовъ, причемъ 3 рода монотипныхъ. Семейство *Ceratophyllaceae* состоитъ изъ одного всего рода съ тремя видами. Оба семейства филогенетически составляютъ боковую вѣтвь порядка *Ranales*, обнаруживающую нѣкоторыя переходныя формы къ слѣдующему порядку *Rhoeadales*, и представляютъ типы несомнѣнно весьма древшіе, что видно изъ морфологическаго ихъ строенія, а также изъ географическаго распространенія и палеонтологическихъ находокъ, касающихся семейства *Nymphaeaceae*.



Рис. 462. *Brasenia purpurea* (Michx.) Casp., цвѣтокъ (по Caspary).

Nymphaeaceae — водяныя и болотныя растения съ погруженными, плавающими или выдающимися надъ водой листьями. Цвѣты одиночные, обоеполые. Околоцвѣтникъ ихъ состоитъ либо изъ двухъ трехчленныхъ, мало отличающихся другъ отъ друга круговъ — у *Cabomboideae* (см. рис. 461, 462), либо изъ 3—6-листной, рѣже многолистной чашечки, соотвѣтствующей околоцвѣтнику *Cabomboideae*, и изъ б. и. м. многочисленныхъ, б. ч. спирально-расположенныхъ лепестковъ. Лепестки эти произошли изъ тычинокъ, что хорошо видно,

напримѣръ, у нашей обыкновенной водяной лиліи (*Nymphaea alba* L. — см. рис. 463) и приводится въ качествѣ класси-

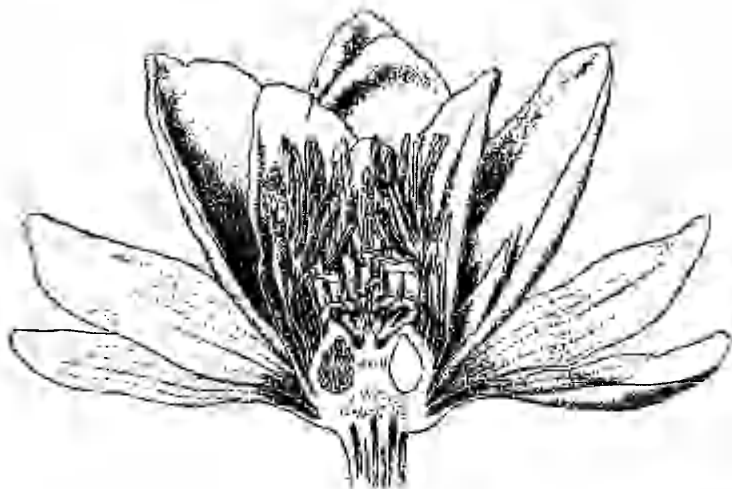


Рис. 463. Продольный разрѣзъ черезъ цвѣтокъ *Nymphaea alba* L. (по Веттштейну).

ческаго примѣра ученія о метаморфозѣ листовыхъ органовъ цвѣтка во всѣхъ даже элементарныхъ учебникахъ. Тычи-



Рис. 464. *Nelumbo lutea* Pers.: А — андроцей и гинецей, В — тычиловка отдельно, С — пестикъ въ продольномъ разрѣзѣ.

нокъ у *Nymphaeaceae* 3 — ∞ (см. рис. 461, 462, 463, 464, 465). Завязь верхняя (см. рис. 461, 466), полунижняя (см. рис. 463) или нижняя; пестикъ состоитъ изъ 3 (см. рис. 461), либо многихъ свободныхъ (см. рис. 466) или сросшихся другъ съ другомъ плодolistиковъ (см. рис. 463). У *Sabomba* (см. рис. 461) и *Bra-*

senia (см. рис. 466) плодolistики совершенно свободны, какъ у *Ranunculaceae* или *Magnoliaceae*, у *Nelumbo* (см. рис. 464, 467) свободные плодolistики погружены въ обратно-коническое цвѣтоложе, а у *Nymphaeoidae* плодolistики срослись между собою въ синкарпный гинецей (см. рис. 463, 468). Въ каждомъ гнѣздѣ завязи отъ одной до многихъ сѣмяпочекъ,



Рис. 465. Диаграмма цвѣтка *Nymphaea* (по Karsten).

расположенныхъ по краю плодолистиковъ или по стѣнкѣ (какъ у *Parietales*). Плодъ—орѣхъ или ягода. Замѣчательно особенно строеніе сѣмянъ *Nymphaeaceae*, чѣмъ они отличаются существенно отъ *Ranunculaceae*. У *Ranunculaceae* сѣмена съ большимъ эндоспермомъ, содержащимъ масло, и съ



Рис. 466. *Brasia purpurea* (Michx.) Casp., соплодіе (по Caspary).

маленькимъ зародышемъ; у *Nymphaeaceae*, наоборотъ, зародышъ очень крупный (см. рис. 469, 470), съ двумя большими сѣмядолями и хорошо развитой среди нихъ почечкой, состоящей изъ 2—4 начальныхъ листочковъ; часто, однако, какъ у *Berberidaceae* и *Ranunculaceae*, сѣмядоли срастаются у своего основанія въ одинъ трубчатый органъ (см. рис. 439, 470), составляющій переходъ къ единственной сѣмядолѣ однодольныхъ. Бѣлокъ сѣмени мучнистый, а не маслянистый и состоитъ частью изъ эндосперма, частью изъ перисперма (см. рис. 469). Расположеніе сосудисто-локнистыхъ пучковъ въ стеблѣ *Nymphaeaceae* по типу однодольныхъ; первичный корень также б. и. м. редуцируется, какъ у однодольныхъ. Въ вегетативныхъ органахъ *Nymphaeaceae* наблюдаются млечные сосуды, чѣмъ семейство это сближается съ *Papaveraceae* изъ порядка *Rhocadales*.

Небольшое семейство *Nymphaeaceae* распадается на три рѣзко отграниченныхъ подсемейства; между современными представителями этого семейства замѣчается крупное несходство, что можно объяснить глубокой древностью семейства и вымирашемъ промежуточныхъ формъ.

Къ подсемейству *Nelumbonoideae* относится одинъ всего

содержащимъ масло, и съ маленькимъ зародышемъ; у *Nymphaeaceae*, наоборотъ, зародышъ очень крупный (см. рис. 469, 470), съ двумя большими сѣмядолями и хорошо развитой среди нихъ почечкой, состоящей изъ 2—4 начальныхъ листочковъ; часто, однако, какъ у *Berberidaceae* и *Ranunculaceae*, сѣмядоли срастаются у своего основанія въ одинъ трубчатый органъ (см. рис. 439, 470), составляющій переходъ къ един-

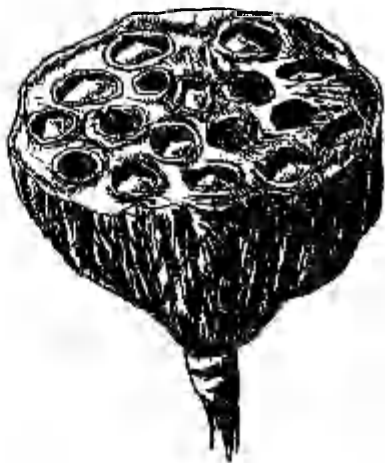


Рис. 467. Сборный плодъ *Nelumbo nucifera* Gärtn. (по Веттштейну).

родъ *Nelumbo* (см. рис. 471), съ двумя видами: *N. lutea* (см. рис. 464), съ цвѣтами желтоватыми, распространенный въ приатлантическихъ штатахъ Сѣверной Америки отъ 42° с. ш. на югъ черезъ Вестиндію до 11° ю. ш. въ Колумбіи, и *N. nucifera* (см. рис. 471, 467, 470), съ розовыми цвѣтами, — священный лотосъ индусовъ, воспѣтый Гейне, встрѣчающійся въ восточной и южной Азии, на югъ до сѣверо-восточной Австралии, на западъ до побережій Каспія и восточнаго Закавказья. Съ этимъ послѣднимъ видомъ близокъ ископаемый *N. Buchii* Ettingsh., найденный близъ Любека и на Monte Promma.



Рис. 468. Плодъ *Nymphaea* sp. (по Вармингу).

Второе подсемейство *Cabomboidae* съ апокарпнымъ гинецеемъ и

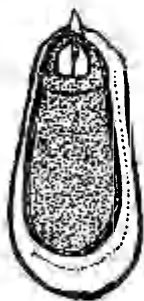


Рис. 469. Продольный разрѣзъ сѣмени *Nuphar* съ периспермомъ, эндоспермомъ и зародышемъ (по Вармингу).

трехчленными цвѣтами, по формулѣ $K_3 C_3$

$A_3-18 G_{3-18}$, заключаетъ въ себѣ всего два рода: *Cabomba* (см. рис. 461, 472, 473) — 4 вида, свойственные главнымъ образомъ тропической Америкѣ, и *Brasenia* (см. рис. 462, 466), съ однимъ всего видомъ — *Brasenia purpurea* Michx., распространеннымъ нынѣ въ водахъ всего земного шара,

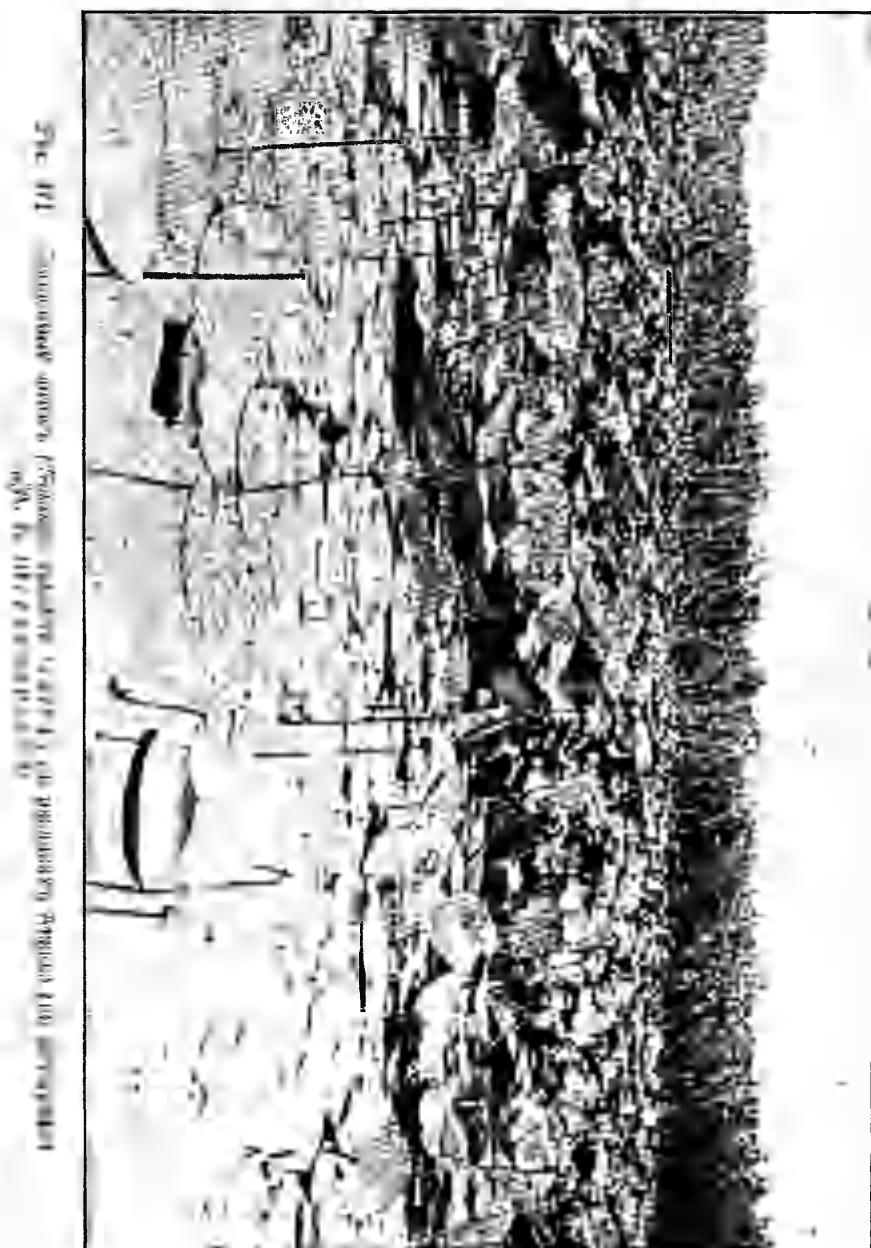


Рис. 470. *Nelumbo nucifera* Gärtn.: 3—продольный разрѣзъ плодика, 4—проростокъ (по Ветштейну).

кромѣ Европы, но въ ископаемомъ состояніи несомнѣнно найденнымъ и въ Европѣ, напримѣръ, у насъ въ Россіи, въ торфяникахъ Смоленской губерніи.

Третье подсемейство *Nymphaeoidae* распадается, въ свою очередь, на цѣлый рядъ болѣе мелкихъ систематическихъ группъ; сюда принадлежатъ роды:

Victoria (см. рис. 474), 3—4 вида, въ тропической Америкѣ, главнымъ образомъ въ рѣкѣ Амазонкѣ, *Euryale* (см. рис.



439, 8, на стр. 452), 1 всего видъ въ восточной Азiи, *Nymphaea* (см. рис. 463, 465, 468, 439, 9, на стр. 452), 32 вида, распространенныхъ по всему земному шару, главнымъ образомъ въ водахъ тропической Америки. Въ третичныхъ отложенияхъ Европы было найдено нѣсколько видовъ этого рода изъ тѣхъ секцій, которыя нынѣ свойственны лишь странамъ тропическимъ. Эти три рода принадлежатъ къ отдѣлу *Tetrasepaleae* съ четырехлистной чашечкой. Въ слѣдующихъ двухъ отдѣлахъ чашечки пятилистные, б. ч. окрашенные. Сюда принадлежатъ роды *Nuphar* (см. рис. 469) — желтая кубышка нашихъ водъ, 7 видовъ, распространенныхъ въ арктическихъ, умѣренныхъ и теплыхъ странахъ сѣвернаго полушарія, и *Barclaya*, 3 вида, встрѣчающіеся въ Пегу, Борнео, на Малаккѣ и Суматрѣ.



Рис. 472. Цвѣтокъ *Cabomba caroliniana* A. Gray (по Caspary).

Хотя *Nymphaeaceae* встрѣчаются въ рѣкахъ и озерахъ всего земного шара, но преобладаютъ они главнымъ образомъ въ Южной Америкѣ.

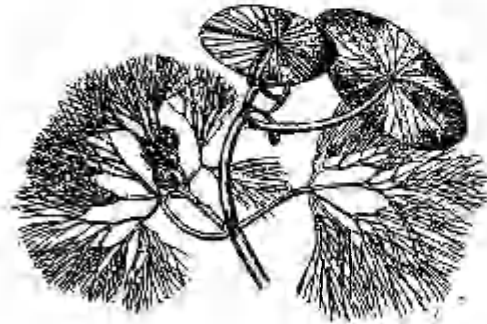


Рис. 473. Вѣтвь *Cabomba* sp. (по Goebel).

Ископаемые остатки свидѣтельствуютъ о болѣе широкомъ прежнемъ географическомъ распространеніи семейства этого на землѣ и о прежнемъ болѣе обильномъ нахожденіи его въ Европѣ.

Такъ, въ лигнитахъ близъ Веттерау найдены были сѣмена вымершихъ *Nymphaeaceae*, похожія на сѣмена южно-американской *Victoria regia*. Находка эта названа была *Holopleura Victoria* Casp.

Въ третичныхъ отложенияхъ Франціи, Швейцаріи и близъ Любека найдены были довольно хорошо сохранившіеся остатки листьевъ, плодовъ, цвѣтовъ и сѣмянъ вымершаго рода *Apocotomia* Sap. Тамъ же и въ другихъ мѣстахъ найдены

были и другіе ископаемые остатки, не поддающіеся точному опредѣленію, вѣроятно, относящіеся, однако, къ этому же семейству и извѣстные у палеонтологовъ подъ общимъ именемъ *Nymphaeites*.



Рис. 474. Цвѣтокъ *Victoria regia* Lindl. въ четверть естественной величины, изъ сем. нимфейныхъ, какъ представитель группы *Polycarpicae* или *Ranales*, принимаемой Галле, Арберомъ, Паркиномъ и др. за примитивный типъ покрытосѣменныхъ растений; цвѣты ихъ отличаются неопредѣленнымъ количествомъ покроволистиковъ, тычинокъ и плодolistиковъ и спиральнымъ (ациклическимъ) расположениемъ ихъ (по Caspary).

Палеонтологическія данныя эти несомнѣнно указываютъ на глубокую древность семейства *Nymphaeaceae*.

Семейство *Ceratophyllaceae*, состоящее изъ одного всего рода съ тремя видами, распространено вездѣ въ стоячихъ водахъ всего земного шара, за исключеніемъ арктической и антарктической области. Растения эти ближе всего стоятъ къ *Cabombodeae* изъ семейства *Nymphaeaceae*; цвѣты ихъ мелкіе, раздѣльнополые, погруженные въ воду, съ 9—12-

листнымъ околоцвѣтникомъ, 10—20 тычинками и однимъ всего плодолистикомъ; завязь верхняя съ 1 сѣмяпочкой. Плодъ — орѣшекъ, часто съ шипами. Пыльца у нихъ переносится водою. Погруженныя въ воду растенія, безъ корней, съ узкими мутовчато-расположенными, вильчато-раздѣльными листьями.

Мы закончили такимъ образомъ разсмотрѣше второго порядка отдѣла *Polycarpicae* — *Ranales*. Какъ вы могли убѣдиться, порядокъ этотъ, съ одной стороны, весьма тѣсно примыкаетъ къ предшествующему исходному порядку — *Anonales*, съ другой же стороны, имѣетъ многочисленныя родственныя отношенія къ цѣлому ряду другихъ болѣе высокоорганизованныхъ порядковъ двудольныхъ растеній. Ближе всего стоитъ къ нему, конечно, порядокъ *Rhoeadales*, который мы разсмотримъ на слѣдующей лекціи, но мы видѣли довольно интимныя связи *Ranales* съ высокоорганизованными *Parietales*; нѣкоторыя филогенетическія отношенія имѣются у *Ranales* съ обширнымъ порядкомъ *Rosales*; но что особенно важно, это близость *Ranales* къ порядку *Helobiae* изъ однодольныхъ и вообще настолько тѣсное сходство нѣкоторыхъ *Ranales* съ классомъ однодольныхъ, что нѣкоторые авторы (напримѣръ, L y o n) серьезно предлагали перенести нѣкоторые типы *Ranales* изъ класса двудольныхъ въ классъ однодольныхъ. Это обстоятельство, подробно разобранное нами въ сегодняшней лекціи, особенно для насъ важно и интересно. И если мы тѣ однодольныя, которыя нѣкоторыми систематиками объединяются подъ общимъ именемъ *Spadiciflorae*, можемъ филогенетически связать черезъ *Piperales* и отчасти *Polygonales* съ простѣйшими двудольными — *Monochlamydeae*, то большую часть однодольныхъ, черезъ *Helobiae*, мы можемъ очень хорошо вывести изъ *Ranales* и связать ихъ филогенетически съ отдѣломъ *Polycarpicae*. Это обстоятельство весьма важно, ибо, согласно новѣйшимъ изслѣдованіямъ Галлье и Лотси, указываетъ болѣе точно мѣсто однодольныхъ въ системѣ покрытосѣменныхъ растеній и даетъ намъ возможность проникнуть въ исторію происхожденія однодольныхъ растеній на земномъ шарѣ.

Лекція двадцать первая.

Макоцвѣтныя — *Rhoeadales*.

Порядокъ *Rhoeadales* филогенетически довольно тѣсно связанъ съ предыдущимъ порядкомъ *Ranales* и представляетъ дальнѣйшее развитіе этого послѣдняго. У *Rhoeadales*, въ противоположность *Ranales*, цвѣты эуциклическіе, съ ясно выраженнымъ двойнымъ околоцвѣтникомъ, раздѣленнымъ на чашечку и вѣнчикъ, съ цвѣтами, въ огромномъ большинствѣ случаевъ, двучленными и съ синкарпнымъ гинецеемъ. Пестикъ, въ огромномъ большинствѣ случаевъ, состоитъ изъ двухъ сросшихся плодолистиковъ съ многочисленными постѣнными, какъ у *Parietales*, сѣмяпочками, тогда какъ у *Anonales* и *Ranales*, какъ вы помните, сѣмяпочки сидятъ вдоль брюшного шва. Но у *Parietales* цвѣты въ типѣ пятичленные, пятициклическіе; здѣсь же двучленные, многоциклическіе. Иногда пестикъ у *Rhoeadales* состоитъ изъ нѣсколькихъ плодолистиковъ, а тычинокъ нерѣдко бываетъ много или неопредѣленное число, чѣмъ *Rhoeadales* сближаются съ *Ranales*. Однако, большое количество тычинокъ въ цвѣтахъ *Rhoeadales* нерѣдко является результатомъ расщепленія предварительно заложеннаго меньшаго количества тычинокъ, расположенныхъ дву- или четырехчленными чередующимися циклами. Завязь *Rhoeadales* верхняя и, по существу своему, одногнѣздная, но, вслѣдствіе весьма часто встрѣчающагося здѣсь явленія образованія одной или нѣсколькихъ ложныхъ перегородокъ, завязь *Rhoeadales*, въ большинствѣ случаевъ, ложно-двугнѣздная или ложно-неполно-многогнѣздная. Рыльца

Rhoecadales въ большинствѣ случаевъ коммисуральныя, т. е. расположены надъ соединительными швами плодolistиковъ.

Къ порядку этому принадлежатъ семейства: *Papaveraceae*, *Capparidaceae*, *Tovariaceae*, *Resedaceae*, *Cruciferae* и *Moringaceae*. Семейство *Papaveraceae* связываетъ порядокъ этотъ съ порядкомъ *Ranales*, а семейства *Capparidaceae* и въ особенности *Resedaceae* составляютъ переходъ къ типичнымъ двудольнымъ растеніямъ, съ цвѣтами, построенными по пятичленному пятициклическому типу, именно, къ порядку *Parietales*. Мы видѣли уже филогенетическія отношенія къ порядку *Parietales* и въ ранѣе разсмотрѣнныхъ группахъ *Polycarpicae*, но здѣсь морфологическая связь съ *Parietales* настолько близка, что семейство *Resedaceae* можно собственно почти съ одинаковымъ правомъ относить и къ *Rhoecadales*, и къ *Parietales*.

Начнемъ краткое разсмотрѣніе этого порядка съ семейства, обнаруживающаго наибольшую связь съ порядкомъ *Ranales* и представленнаго наиболѣе примитивными типами. Такимъ семействомъ безспорно является семейство ***Papaveraceae* — маковыхъ**. Семейство это включаетъ въ себя 28 родовъ и до 600 видовъ; причемъ 15 родовъ, т. е. болѣе $\frac{1}{2}$ — монотипныхъ, а изъ крупныхъ полиморфныхъ родовъ можно указать лишь одинъ родъ — *Corydalis*, насчитывающій около 100 видовъ. *Papaveraceae* — это травянистыя растенія, весьма рѣдко кустарники или полукустарники. Семейство это отличается большимъ разнообразіемъ своихъ типовъ и, начинаясь формами простѣйшими съ неопредѣленнымъ количествомъ споролистиковъ въ андроцеѣ и гинецеѣ, а иногда и съ неопредѣленнымъ количествомъ лепестковъ вѣнчика (напримѣръ, въ родѣ *Sanguinaria* ихъ отъ 8—12, см. рис. 475) и цвѣтами актиноморфными, заканчивается весьма сложно устроенными типами, съ опредѣленнымъ количествомъ членовъ во всѣхъ кругахъ цвѣтка, съ ясно выраженной двусторонней симметрией въ строеніи цвѣтка. Таковы роды: *Dicentra*, *Corydalis*, *Fumaria* и нѣкоторые другіе, двусимметричныя, сложно устроенные цвѣты которыхъ осо-



Рис. 475. Цвѣтокъ *Sanguinaria canadensis* L. изъ подсемейства *Papaveroideae*, съ неопредѣленнымъ количествомъ лепестковъ и тычинокъ и двучленнымъ гинецеемъ, напоминающій цвѣтокъ *Ranunculaceae* (по Веттштейну).

бенно хорошо приспособлены къ перекрестному опыленію при помощи высшихъ перепончатокрылыхъ насѣкомыхъ, главнымъ образомъ пчелъ и шмелей, такъ что въ этомъ отношеніи высшія *Papaveraceae* далеко превосходятъ строеніемъ своихъ цвѣтовъ не только болѣе простѣйшія *Papaveraceae*, но и другія семейства порядка *Rhoeadales*, которыя мы принуждены въ системѣ поставить, однако, вслѣдъ за *Papaveraceae*. Эти высшія *Papaveraceae* съ двусимметричными цвѣтами большинствомъ современныхъ систематиковъ разсматриваются, какъ особое подсемейство — *Fumarioideae*, выдѣлявшееся прежде даже въ самостоятельное семейство *Fumariaceae*. Однако, какъ мы вскорѣ увидимъ, діаграммы цвѣтовъ *Fumariaceae*, несмотря на ихъ рѣзкое, на первый взглядъ, отличіе отъ цвѣтовъ остальныхъ *Papaveraceae*, столь постепенно и легко выводятся изъ діаграммы послѣднихъ, что съ точки зрѣнія филогенетической соединеніе обоихъ семействъ въ одно вполне правильно и логически послѣдовательно.

Papaveraceae, подобно нѣкоторымъ другимъ, ранѣе разсмотрѣннымъ семействамъ, почти исключительно свойственны сѣвернымъ внѣтропическимъ областямъ земного шара, гдѣ они особенно богато представлены въ трехъ мѣстностяхъ: въ центральной и восточной Азіи, въ западныхъ (притихоокеанскихъ) штатахъ Сѣверной Америки и въ средиземноморской области; но нѣкоторые виды проникаютъ на югъ въ тропическую Индію и Мексику, а роды *Argemone* и *Bocconia* свойственны тропической Центральной и Южной Америкѣ. *Bocconia* — это кустарники или древовидныя растенія съ цѣльнокрайними или перистораздѣльными листьями, въ числѣ двухъ всего видовъ распространенные въ Мексикѣ, Вестиндіи и Перу. Въ южной Африкѣ встрѣчаются лишь отдѣльныя группы видовъ *Corydalis* и *Fumaria* и одинъ видъ рода *Papaver*, свойственный также и Австраліи. Въ ископаемомъ состояніи *Papaveraceae* намъ, къ сожалѣнію, совершенно не извѣстны, и поэтому судить о древности этого семейства и его прошломъ географическомъ распространеніи на основаніи данныхъ палеонтологіи мы не можемъ.

Семейство *Papaveraceae* подраздѣляется на три подсемейства: *Papaveroideae*, *Hypericoideae* и *Fumarioideae*. Наиболѣе простую организацію имѣетъ встрѣчающійся въ Калифорніи монотипный родъ *Platystemon* (см. рис. 476), сближа-

ющій *Papaveraceae* съ *Ranunculaceae*. *Platystemon* — это однолѣтнее травянистое растеніе съ цѣльными листьями и конечными одиночными цвѣтами, построенными по тройному типу (см. рис. 476, 1, 2). Чашечка трехчленная, вѣнчикъ трехчленный двуциклическій (3+3 лепестка). Тычинки ли-

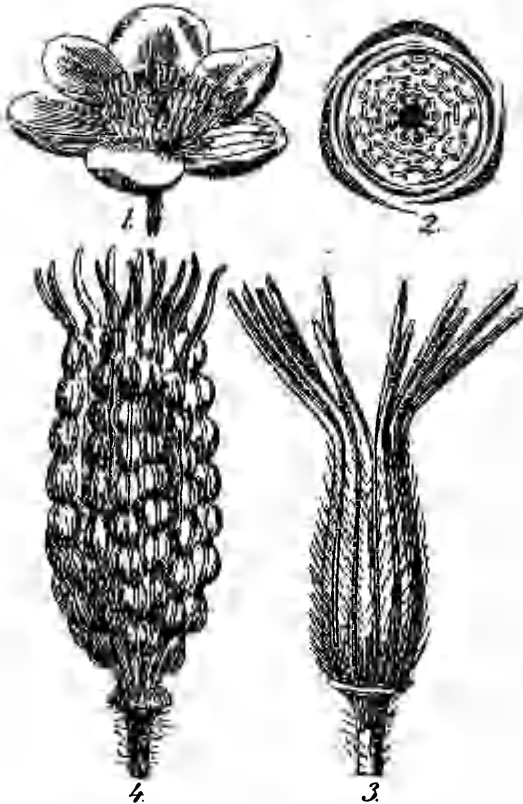


Рис. 476. *Platystemon californicus* Benth.: 1 — цвѣтокъ, 2 — диаграмма цвѣтка, 3 — гинецей, 4 — плодъ (по Baillon).

стовидно-расширенныя, въ неопредѣленномъ количествѣ, какъ у *Ranunculaceae*, а гинецей состоитъ изъ многихъ плодолистиковъ, верхнія части которыхъ, представляющія длинныя рыльца, совершенно свободны, нижшя же части срастаются между собою, образуя одну, но расчлененную по количеству плодолистиковъ, вытянутую одногнѣздную завязь (см. рис. 476, 3); при созрѣваніи плода плодолистики завязи снова

продольно отдѣляются другъ отъ друга (см. рис. 476, 4), обнаруживая тѣмъ самымъ, что синкарпнй гинецей стоитъ у растения этого еще на низкой ступени развитія. Растеніе обладаетъ млечными сосудами и млечнымъ сокомъ, какъ и остальные *Paraveroideae*, чѣмъ оно отличается отъ *Ranunculaceae*, съ которыми сходно неопредѣленнымъ количествомъ



Рис. 477. Ма к ъ—*Papaver Rhoeas* L.: 1—верхняя часть растенія, 2 — плодъ, 3 — плодъ въ поперечномъ разрѣзѣ, 4 — диаграмма цвѣтка.

тычинокъ и плодолистиковъ и неполной синкарпнй гинецей. Монотипный родъ *Romneya*, полукустарникъ или многолѣтнее травянистое растеніе, встрѣчающееся также въ Калифорніи, весьма близко къ роду *Platystemon*, и оба они отличаются отъ большинства *Paraveraeae* цвѣтами трехчленными, чѣмъ сближаются съ *Berberidaceae*, частью съ *Ranunculaceae*.

У мака — *Papaver* (см. рис. 477), довольно обширнаго рода, распространеннаго главнымъ образомъ въ средней и южной Европѣ и умѣренной Азии и насчитывающаго до 40 видовъ, тычинки также въ неопредѣленномъ

числѣ (см. рис. 477, 4), б. ч. кратномъ, однако, двумъ, во многихъ чередующихся кругахъ, а пестикъ образованъ многими плодолистиками, числомъ отъ 4 до 20, однако, всецѣло срастающимися другъ съ другомъ въ полный синкарпный гинецей. съ дисковиднымъ звѣздчатымъ, 4—20-лопастнымъ рыльцемъ, располагающимъ свои лучи надъ сѣменосцами, и со многими неполными и ложными перегородками внутри (см. рис. 477, 2, 3). У другихъ *Paraveroideae* б. ч. гинецей образованъ двумя или нѣсколькими полнымъ сросшимися между собою плодолистиками; тычинки также въ неопредѣленномъ

числѣ, во многихъ чередующихся кругахъ; цвѣтокъ правильный; чашечка, какъ и у мака, обычно двулистная, опадающая при самомъ распусканіи цвѣтка; вѣнчикъ состоитъ изъ 4 лепестковъ, расположенныхъ двумя кругами, черепитчатыхъ и часто неправильно складчатыхъ въ почкѣ (см. рис. 479, 1). Плодь—коробочка, со множествомъ сѣмянъ, помѣщающихся на стѣнныхъ сѣменосцахъ; сѣмя съ большимъ масленистымъ бѣлкомъ — эндоспермомъ. Иногда плодь стручковидный, состоящій, какъ и у *Cruciferae*, изъ двухъ безплодныхъ створокъ, открывающихся снизу вверхъ и оста-

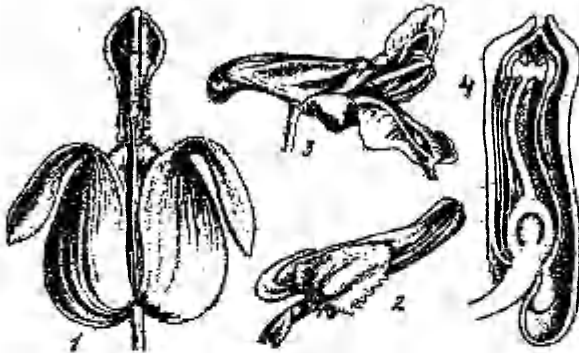


Рис. 478. Цвѣты подсемейства *Fumarioideae*: 1—*Dicentra spectabilis* Less., 2 — *Fumaria capreolata* L., 3 — *Corydalis cava* Schweigg. et Körte, 4 — продольный разрѣзъ цвѣтка *Fumaria officinalis* L. (последній по Baillon, остальные по Веттштейну).

вляющихъ по себѣ рамку (gerliш), несущую сѣмена; но обыкновенно такіе стручковидные плоды *Papaveraceae* безъ ложной перегородки, а потому вполнѣ одногнѣздные. Такой плодь мы встрѣчаемъ, на примѣръ, у чистотѣла — *Chelidonium*.

Совершенно иначе построены цвѣты у *Fumarioideae*. Цвѣты этого подсемейства б. и. м. зигоморфные съ поперечной плоскостью симметріи, такъ какъ одинъ изъ внѣшнихъ, боковыхъ лепестковъ (у *Corydalis* — см. рис. 478, 3, и *Fumaria* — см. рис. 478, 2, 4) или оба (у *Dicentra* — см. рис. 478, 1) съ выпуклостью или даже со шпорцемъ. Какъ и у *Papaveraceae*, у *Fumarioideae* два быстро опадающихъ окрашенныхъ чашелистика, 2+2 лепестка, но тычинокъ всего двѣ, и притомъ на вершинѣ онѣ трехраздѣльныя, при чемъ каждая тычинка имѣетъ посрединѣ четырехгнѣздный пыльникъ, а по бокамъ два двугнѣздныхъ пыльника; пестикъ одинъ, срос-

шійся изъ двухъ плодолистиковъ, а плодъ—стручковидная коробочка (у *Corydalis*, напримѣръ) или односѣмный орѣшекъ (у *Fumaria*). Диаграмму *Fumarioideae*, несмотря на рѣзкое отличіе ея отъ диаграммы *Papaveroideae*, легко вывести изъ послѣдней при посредствѣ диаграммы подсемейства *Hypnosoideae*, заключающаго въ себѣ всего два рода — монотипный

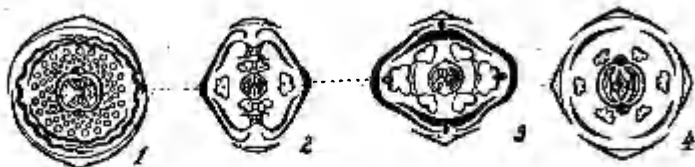
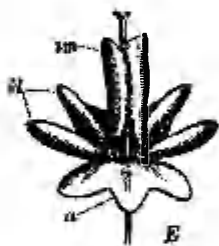


Рис. 479. Диаграммы цвѣтвъ *Papaveraceae* (1—3) и *Cruciferae* (4): 1 — *Glaucium*; 2 — *Hypnoscium*; 3 — *Dicentra*; 4 — *Cruciferae* (по Эйхлеру).

родъ *Pteridophyllum*, встрѣчающійся въ Японіи, и родъ *Hypnoscium* (см. рис. 479, 2), съ 12-ю видами, распространенный въ центральной Азій и средиземноморской области. На фиг.

1-ой, рис. 479 представлена диаграмма типичнаго *Papaveroideae*, именно *Glaucium*, цвѣтокъ котораго построенъ по формулѣ $K_2 C_{2+2} A_{\infty} G_2$. Цвѣтокъ многосимметричный, чашелистики лежатъ медіанно, первый кругъ лепестковъ состоитъ изъ двухъ боковыхъ лепестковъ, расположенныхъ по правую и лѣвую сторону медіанной плоскости, чередуясь съ чашелистиками; во второмъ кругѣ вѣнчика два лепестка, расположенные медіанно; далѣе, неопредѣленное количество тычинокъ, и, наконецъ, синкарпный гинецей, со-



стоящій изъ двухъ плодолистиковъ, противостоящихъ первой парѣ лепестковъ и расположенныхъ, слѣдовательно, направо и налѣво отъ медіанной плоскости. У *Hypnoscium* (см. фиг. С, на рис. 481 и фиг. 2, на рис. 479) цвѣты тоже въ основѣ своей правильные, безъ шпорцевъ или мѣшковидныхъ выростовъ, и чашелистики и лепестки въ томъ же числѣ и такъ же расположены, какъ и у *Glaucium*, только наружные два лепестка, боковые, какъ показано на прилагаемомъ рисункѣ (см. рис. 480), на которомъ цвѣтокъ разсма-

Рис. 480. Цвѣтокъ *Hypnoscium* въ профиль: а — лепестокъ наружнаго круга; ил — боковые сегменты и ит — средній сегментъ внутренняго лепестка (по Прантлю).

тривается въ профиль, трехлопастные (*a*), а внутренніе медіаннныя лепестки трехраздѣльные; средніе сегменты (*im*) внутреннихъ лепестковъ прямостоячіе и окружаютъ собою тычинки и пестикъ, выдающійся своимъ столбикомъ и рыльцами изъ этихъ среднихъ сегментовъ, а боковые сегменты (*il*) тѣхъ же внутреннихъ лепестковъ попарно отогнуты въ сторону. Тычинокъ у *Hypocistis* (см. рис. 481, *C*) не неопредѣленное количество, какъ у *Glaucium*, а всего 4; онѣ свободныя, съ четырехгнѣздными пыльниками и чередуются съ лепестками вѣнчика: двѣ наружныхъ тычинки сидятъ противъ лепестковъ наружнаго круга, а двѣ внутреннихъ тычинки сидятъ какъ разъ противъ среднихъ сегментовъ (*im*)

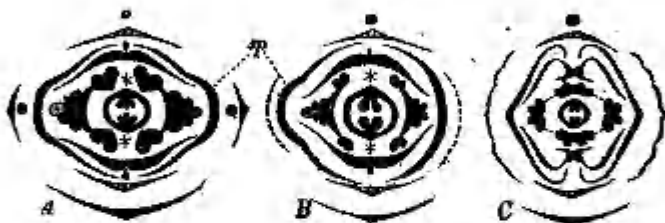


Рис. 481. Диаграммы цвѣтовъ: *A* — *Dicentra formosa* ВС.; *B* — *Corydalis cava* Schweigg. et Körte; *C* — *Hypocistis procumbens* L. (по Эйхлеру).

лепестковъ внутренняго круга и обхватываются этими двумя сегментами. Пыльники у *Hypocistis* обращены наружу, пестикъ состоитъ изъ двухъ боковыхъ плодolistиковъ, какъ у *Glaucium*. У *Dicentra* (см. фиг. *A*, рис. 481) нѣтъ двухъ среднихъ тычинокъ втораго круга, имѣющихся у *Hypocistis*, но каждая изъ двухъ боковыхъ тычинокъ раздѣлена на три нити, изъ которыхъ средняя несетъ четырехгнѣздный пыльникъ, тогда какъ боковыя нити имѣютъ по одному двугнѣздному (половинчатому) пыльнику; каждый наружный лепестокъ *Dicentra* (см. рис. 478, *1*) имѣетъ у основанія мѣшковидный выростъ, какъ бы зачаточный шпорецъ (см. рис. 481, *A*, *sp*). У *Corydalis* (см. фиг. *B*, рис. 481) всѣ органы цвѣтка, равно какъ и андроцей, расположены такъ же, какъ и у *Dicentra*, но изъ двухъ боковыхъ наружныхъ лепестковъ только одинъ со шпорцемъ (*sp*). Одношпорцевыя *Fumarioidae* представляютъ единственный извѣстный примѣръ того, что плоскость симметріи цвѣтка имѣетъ строго поперечное направленіе, а не

совпадаетъ съ медіанной плоскостью цвѣтка, какъ это обыкновенно наблюдается у цвѣтовъ зигоморфныхъ; впрочемъ, при распусканіи, цвѣтокъ такихъ *Fumarioideae* поворачивается на 90^0 , такъ что подъ конецъ плоскость симметріи принимаетъ почти вертикальное положеніе, какъ это обыкновенно наблюдается у зигоморфныхъ цвѣтовъ, и шпорецъ обращенъ тогда назадъ.

Описанное строеніе цвѣтовъ *Fumarioideae* объясняется различно разными авторами. По мнѣнію Аза Грэя, у *Fumarioideae* атрофированы тычинки внутренняго круга (медіанныя), а тычинки наружнаго круга, боковыя, расщеплены такъ же, какъ расщепляются вышеописанные лепестки *Hypocot* внутренняго круга (медіанные) на три сегмента. Нити съ четырьмя пыльцевыми гнѣздами соотвѣтствуетъ, значитъ, внутренній прямостоячій сегментъ (*im*, на рис. 480) лепестка *Hypocot*, а боковымъ нитямъ такой расщепленной тычинки соотвѣтствуютъ парные отогнутые сегменты (*il*) внутренняго лепестка *Hypocot*. Другое толкованіе происходящихъ въ цвѣткѣ *Fumarioideae* явленій даетъ Де Кандолль. По его мнѣнію, обѣ внутреннія тычинки здѣсь не атрофируются, а расщепляются, половинки ихъ сдвигаются въ обѣ стороны и срастаются съ двумя наружными тычинками, такъ что происхожденіе половинчатыхъ пыльниковъ получаетъ болѣе естественное объясненіе, а діаграмма андроея *Fumarioideae* сближается съ діаграммой *Cruciferae* (см. фиг. 4, на рис. 479). У *Cruciferae*, какъ извѣстно, шесть тычинокъ: двѣ, наружнаго круга, боковыхъ — короче, четыре же внутренняго круга произошли изъ двухъ медіанныхъ тычинокъ, путемъ ихъ расщепленія; у *Cruciferae* на этомъ дѣло и остановилось, у *Fumarioideae* расщепившіяся медіанныя тычинки сдвинулись въ стороны, и половинки ихъ срослись основаніями съ наружными боковыми тычинками, вслѣдствіе чего и получается впечатлѣніе, что у *Fumarioideae* всего 2 тычинки въ цвѣткѣ, расщепленные на концахъ на три нити съ тремя пыльниками, двугнѣздными — боковыми и четырехгнѣзднымъ — среднимъ (см. рис. 482, В). Объясненіе Де Кандолля гораздо правдоподобнѣе объясненія Аза Грэя. Самымъ искусственнымъ объясненіемъ является ученіе Эйхлера и нѣкоторыхъ другихъ морфологовъ, по мнѣнію которыхъ ни у *Fumarioideae*, ни у *Hypocot* совершенно не имѣется внутреннихъ медіан-

ныхъ тычинокъ, а имѣется всего двѣ боковыхъ тычинки; у *Fumarioideae* каждая изъ этихъ двухъ тычинокъ расщепляется наверху на три части, а у *Hypocist* происходитъ такое же расщепленіе двухъ единственныхъ боковыхъ тычинокъ на три части, причемъ расщепленіе это болѣе полное, чѣмъ у *Fumarioideae*, и боковыя части каждой тычинки смѣщаются (подобно межчерешковымъ прилистникамъ у нѣкоторыхъ растений) и взаимно сливаются въ одно кажущееся цѣлое, въ медианную тычинку. Объясненіе Эйхлера наименѣе естественно и совершенно не вяжется съ остальными фактами; достаточно указать хотя бы на то, что *Fumarioideae* — типъ наиболѣе развитой въ семействѣ *Papaveraceae*, который филогенетически долженъ былъ произойти изъ болѣе простаго морфологическаго типа — *Papaveroideae*, черезъ промежуточный типъ, каковымъ и является *Hypocist*, а не наоборотъ. Объясненіе Де Кандолля вполне совпадаетъ съ этимъ общимъ филогенетическимъ представленіемъ: среди *Fumarioideae* мы находимъ наиболѣе высоко-развитыхъ *Papaveraceae*. Въ этомъ подсемействѣ насчитывается 5 родовъ, изъ нихъ роды *Corydalis* и *Fumaria* полиморфные; въ первомъ насчитывается до 100 видовъ, во второмъ около 40. Родъ *Dicentra*, распространенный въ центральной, сѣверной и восточной Азии и въ Сѣверной Америкѣ, насчитываетъ въ себѣ все же 15 видовъ, и только роды *Sarcocapnos* и *Adlumia* монотипны или почти монотипны. *Adlumia* съ однимъ всего видомъ — *A. fungosa* (Gmel.) Irmsch, растетъ въ приатлантическихъ штатахъ Сѣверной Америки, а *Sarcocapnos*, въ количествѣ 3 видовъ, свойственъ средиземноморской области, т. е. сѣверной Африкѣ, южной Испаніи, Португаліи и южной Франціи. Оба послѣднихъ вида несомнѣнно типы болѣе древніе, давшіе начало морфологически столь сильно расчлененнымъ типамъ, каковы *Fumaria* и въ особенности *Corydalis*, распространенный главнымъ образомъ въ центральной и сѣверо-восточной Азии и въ средиземноморской области.

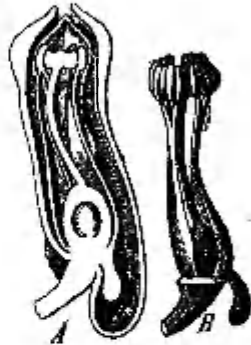


Рис. 482. *Fumaria officinalis* L.: А — цвѣтокъ въ продольномъ разрѣзѣ, В — тычинки и пестикъ (по Baillon).

земноморской области. Многіе виды рода *Corydalis* особенно приспособлены къ геофильному образу жизни. Они встрѣчаются не только на плоскости, но и высоко въ горахъ, въ альпійской области, среди осыпей; особенно здѣсь, въ горахъ, образуютъ они иногда сильно развитые корневища или клубни, приспосаблиясь къ своеобразнымъ эдафическимъ условіямъ высокогорной полосы, съ ихъ скалами и осыпями. Зародышъ сѣмени у *Corydalis* съ одною всего сѣмядолью, листовидною и ланцетною. Клубень у однихъ видовъ представляетъ подсѣмядольное колѣно, у другихъ — вздутый корень, который, при своемъ развитіи, прободаетъ подобный же вздутый корень материнскаго растенія (т. е. материнскій корень).

Діаграмму цвѣтка семейства *Cruciferae*, какъ мы видѣли только что, легко вывести изъ діаграммы первичныхъ *Papaveraceae* съ неопредѣленнымъ количествомъ тычинокъ черезъ *Нурескум* и *Fumarioideae* (см. рис. 479, 1—4). ***Cruciferae*, крестоцвѣтныя** (см. рис. 483) — одно изъ обширнѣйшихъ, естественнѣйшихъ и крайне разнообразныхъ семействъ. Оно, очевидно, новѣйшаго происхожденія. Семейство это насчитываетъ 208 родовъ, почти до 2000 видовъ (у Энглера приводится 1900 видовъ), и изъ 208 родовъ 75 родовъ монотипныхъ, а 4 рода имѣютъ болѣе 100 видовъ (100—150). Полиморфные роды эти слѣдующіе: *Lepidium* — 100 видовъ, *Draba* — 150, *Arabis* — 100, *Alyssum* — 100. Но въ семействѣ этомъ есть и другіе полиморфные роды, съ меньшимъ, однако же, количествомъ видовъ. Огромный процентъ родовъ монотипныхъ въ этомъ, повидимому, новомъ семействѣ имѣетъ, однако же, другое значеніе, чѣмъ въ семействахъ дѣйствительно древнихъ, вымирающихъ. Здѣсь многіе монотипные роды весьма слабо отграничены другъ отъ друга, представляя, можетъ быть, не осколки древнихъ типовъ, а, наоборотъ, роды молодые, вновь возникающіе. Вообще все семейство *Cruciferae*, несмотря на огромное количество входящихъ въ составъ его родовъ и видовъ, въ устройствѣ цвѣтка и плода настолько однообразно и строго типично, а разграниченіе родовъ въ этомъ семействѣ основано б. ч. на столь восторостепенныхъ признакахъ, что одинъ изъ ботаниковъ предложилъ даже соединить всѣ роды этого семейства въ одинъ — *Crucifera*. Такой родъ, если бы пред-

ложение это принято было наукой, былъ бы, конечно, наибольше обширнымъ и полиморфнымъ изъ всѣхъ растительныхъ родовъ, ибо онъ заключалъ бы въ себѣ до 2000 видовъ. *Cruciferae* распространены по всему земному шару, встрѣчаются положительно во всѣхъ растительныхъ областяхъ, но преобладаютъ въ странахъ бореальныхъ, въ особенности же въ средиземноморской области. Нѣкоторые роды, какъ *Lepidium*, *Sisymbrium*, *Nasturtium*, можно считать почти космополитами, многіе же роды имѣютъ весьма ограниченные ареалы географическаго распространения, какъ бы подтверждая тѣмъ самымъ, что современныя *Cruciferae* новѣйшаго происхожденія; какъ будто бы только недавно расплылся первоначальный типъ крестоцвѣтныхъ, *Procruciferae*, на массу мелкихъ систематическихъ единицъ, и расплывшись это, можно подумать, произошло мутационнымъ путемъ, сразу на всемъ земномъ шарѣ, въ различныхъ его точкахъ. Въ ископаемомъ состояніи семейство это почти не извѣстно. Описаны лишь два плода *Lepidium* и *Clypeola* изъ миоценовыхъ отложений Энингена, да сѣмена *Sinapis* изъ бурыхъ углей Веттерау. При огромномъ количествѣ видовъ и родовъ, въ настоящее время существующихъ на земномъ шарѣ, и при распространеніи *Cruciferae* по всему зем-



Рис. 483. *Cardamine pratensis* L.: а — цѣлое растеніе, б — цвѣтокъ, с — цвѣтокъ въ продольномъ разрѣзѣ, д — вскрывшійся стручокъ.

ному шару, можно было бы ожидать больше палеонтологическихъ находокъ этого семейства, если бы, дѣйствительно, *Cruciferae* не были произведеніемъ новѣйшихъ временъ, сразу развившимся и расчленившимся на множество мелкихъ таксономическихъ единицъ.

Систематика самого семейства и группировка родовъ, его составляющихъ, въ естественную филогенетическую систему представляетъ одну изъ труднѣйшихъ задачъ современной систематики, ибо не только нѣтъ никакихъ палеонтологическихъ данныхъ для установленія филогенетическихъ группъ внутри семейства, но и морфологическія и географическія данныя не даютъ въ этомъ отношеніи намъ ничего положительнаго. Морфологически всѣ крестоцвѣтныя построены весьма однородно; географически, при обширномъ и довольно однообразномъ распространеніи ихъ по земному шару, тоже трудно найти какіе либо исходные пункты для филогенетическихъ построеній. Разными систематиками предложены были различныя системы классификаціи этого семейства. Въ особенности въ новѣйшее время



Рис. 484. Диаграмма цвѣтка *Cruciferae* — крестоцвѣтныхъ.

предлагаются все новыя и новыя системы, основанныя то на изученіи строенія рыльца (Прантль), то медовыхъ железокъ въ цвѣткѣ (Челяковскій, Baue), то на анатомическомъ строеніи, на распредѣленіи мирозиновыхъ клѣтокъ въ тканяхъ этихъ растеній (Schweidler), то на экологическихъ приспособленіяхъ цвѣтка къ перекрестному опыленію (Günthart); я не говорю уже о старыхъ системахъ *Cruciferae*, основанныхъ на различіяхъ въ строеніи стручковъ и стручечковъ или на сѣменахъ и положеніи и устройствѣ зародыша сѣмени. Всѣ эти системы, и старыя, и новыя въ одинаковой мѣрѣ искусственны. Онѣ могутъ служить намъ базой для того, чтобы разобраться въ огромномъ количествѣ формъ этого семейства. Онѣ могутъ служить практическимъ цѣлямъ классификаціи, но абсолютно не пригодны для выясненія деталей исторіи развитія этого семейства, которая намъ совершенно еще не извѣстна. Поэтому всѣ системы семейства крестоцвѣтныхъ, старыя (Де Кандолля и др.) и новыя (Ротелья, Науека), я оставляю совершенно безъ

вниманія, и въ дальнѣйшемъ мы коснемся лишь вопроса о происхожденіи цвѣтка крестоцвѣтныхъ.

Мы видѣли уже выше, что діаграмму цвѣтка *Cruciferae* легко вывести изъ діаграммы *Papaveroideae*, черезъ *Hydrocotyl* и *Fumarioideae* (см. рис. 479, 1—4), въ особенности если мы остановимся на объясненіяхъ Де Кандолля. Къ сказанному ранѣе можно прибавить для поясненія лишь нѣкоторыя детали. Формула цвѣтка крестоцвѣтнаго такова:

$K_{2+2} \ C_4 \ A_{2+4} \ O_2$, т. е.

это двучленный шестициклическій цвѣтокъ, съ законами кратныхъ отношеній и чередованія органовъ. Устройство и происхожденіе цвѣтка *Cruciferae* слѣдующее (см. рис. 484). Кроющихъ и прицвѣтныхъ листьевъ въ готовыхъ соцвѣтїяхъ крестоцвѣтныхъ не имѣется. Чашечка состоитъ изъ двухъ двучленныхъ круговъ.

Наружные чашелистики расположены медианно, а поэтому надо допустить, что внѣ ихъ находятся два прицвѣтника (α и β), остающіеся, однако, не развитыми и только въ рѣдкихъ случаяхъ являющіеся замѣтными у молодыхъ цвѣтовъ.

Оба внутреннихъ боковыхъ чашелистика часто бываютъ снабжены у своего основанія мѣшковиднымъ отросткомъ, какъ бы зачаточнымъ шпорцемъ, гдѣ скопляется медь, выдѣляемый железкой, находящейся надъ этимъ мѣшковиднымъ отросткомъ. Медовыя железки крестоцвѣтныхъ, по своему происхожденію представляютъ выросты, эмергенціи цвѣтоложа (см. рис. 485), окружающія кольцообразнымъ валикомъ тычинки или появляющіяся около послѣднихъ (чаще у основанія внѣшнихъ тычинокъ) въ видѣ различной формы бугорковъ. Внутренше боковые чашелистики крестоцвѣтныхъ, по положенію своему, соотвѣтствуютъ внѣш-

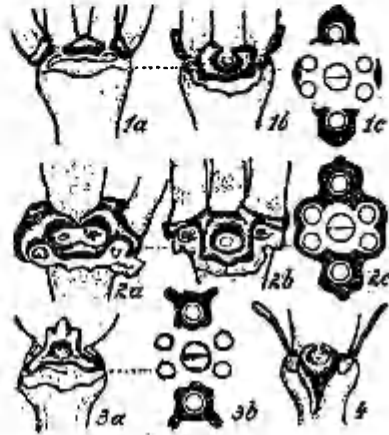


Рис. 485. Медовыя железки въ цвѣткахъ *Cruciferae*: 1, а—с — *Cardamine glauca*; 2, а—с — *Rumex Erucago*; 3, а—б — *Lunaria annua*; 4—*Arabis alpina*. — Фиг. 1а и 2а — видъ со стороны длинныхъ, фиг. 1б, 2б, 3а и 4 — со стороны короткихъ тычинокъ; фиг. 1с, 2с и 3б — діаграммы. Увелич. (по В а у е r).

нимъ лепесткамъ въ діаграммѣ *Fumarioideae* (ср. фиг. 4 на рис. 479 съ фиг. 2 и 3). Слѣдующіе за чашелистиками 4 лепестка вѣнчика возникаютъ, какъ показываетъ исторія развитія, всѣ одновременно и чередуются съ чашелистиками (см. рис. 484). Если бы можно было доказать, что здѣсь имѣется собственно только два медианныхъ лепестка, глубоко расщепившихся на двѣ части и отодвинутыхъ въ стороны, подобно тому, какъ у *Hyresoum* (см. рис. 481, фиг. С и рис. 480) расщепляются медианные лепестки на 3 сегмента, то тогда полная аналогія цвѣтка *Cruciferae* съ цвѣткомъ *Fumarioideae* была бы очевидна; въ такомъ случаѣ надо бы допустить, что съ лепестками правильно чередуются двѣ



Рис. 486. Зачатокъ цвѣтка *Cruciferae*, увел. (по Эйхлеру).

боковыя наружнаго круга короткія тычинки и двѣ медианныя тычинки, болѣе длинныя, и каждая расщепившаяся, въ свою очередь, на двѣ тычинки. Однако, ни исторіею развитія цвѣтка, ни сравненіемъ различныхъ морфологическихъ признаковъ нельзя доказать происхожденія вѣнчика *Cruciferae* расщепленіемъ первоначально двухъ медианныхъ лепестковъ, и если можно дѣлать такое пред-

положеніе относительно вѣнчика *Cruciferae*, то лишь путемъ сравненія діаграммы послѣднихъ съ діаграммой *Fumarioideae*. Что касается происхожденія четырехъ внутреннихъ длинныхъ тычинокъ цвѣтка *Cruciferae* путемъ расщепленія вначалѣ заложенныхъ всего двухъ медианныхъ тычинокъ, то это доказывается какъ тѣмъ, что иногда удается наблюдать на зачаткахъ цвѣтка, какъ залагаются медианно два всего бугорка будущихъ длинныхъ тычинокъ, и каждый бугорокъ этотъ затѣмъ расщепляется (см. рис. 486), а равно и случаями срастанія у основанія своего или даже полного срастанія (у *Vella*) этихъ тычинокъ въ готовыхъ цвѣткахъ. Но въ другихъ случаяхъ обѣ эти тычинки уже съ самаго начала являются ясно обособленными одна отъ другой; очень возможно, что и лепестки вѣнчика *Cruciferae* первоначально образовались путемъ расщепленія медианныхъ первичныхъ бугорковъ, но затѣмъ, какъ и въ кругѣ внутреннихъ тычинокъ, они стали залагаться самостоятельно, и то, что въ кругѣ андроцея еще не постоянно, въ кругѣ вѣнчика сдѣла-

лось постояннымъ явленіемъ. Во всякомъ случаѣ лепестки *Cruciferae* такого же тычиночнаго происхожденія, какое мы имъ приписываемъ въ семействѣ *Caryophyllaceae* и въ другихъ ранѣе рассмотрѣнныхъ семействахъ. Это можно заключить изъ случаевъ уклоненія цвѣтка нѣкоторыхъ *Cruciferae* отъ нормального типа. Такъ, у *Lepidium ruderales* и у нѣкоторыхъ другихъ вѣнчикъ совершенно отсутствуетъ или редуцированъ въ весьма маленькіе или зачаточные лепестки. У *Pringlea* встрѣчаются цвѣты безъ лепестковъ, или всего съ 3, 2 или 1 лепесткомъ, а у *Capsella Bursa pastoris* иногда на мѣстѣ этихъ четырехъ лепестковъ сидятъ 4 тычинки. Что касается самихъ тычинокъ, то хотя у огромнаго большинства крестоцвѣтныхъ имѣются двѣ наружныхъ и 4 внутреннихъ тычинки (см. рис. 487, 2), но бываютъ изрѣдка и случаи уклоненія отъ этого основного типа. Напримѣръ, у

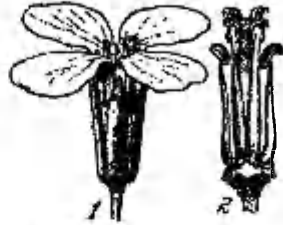


Рис. 487. 1 — цвѣтокъ *Brassica nigra*; 2 — андроецъ и гинецей *Brassica oleracea* (по Baillon).

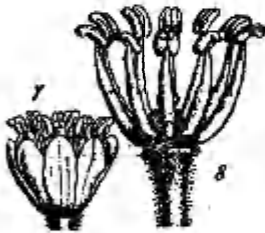


Рис. 488. *Megacarpaea polyandra*: 7 — цвѣтокъ; 8 — андроецъ и гинецей (по Hooker'у).

Cardamine hirsuta часто недостаетъ двухъ боковыхъ наружныхъ тычинокъ. У *Lepidium* и *Senebiera* тоже недостаетъ иногда этихъ двухъ наружныхъ тычинокъ, а внутреннія медианныя тычинки не расщепились, и поэтому получается въ цвѣткѣ всего 2 тычинки. Наоборотъ, у *Megacarpaea* мы наблюдаемъ много тычинокъ, до 16 (см. рис. 488), что объясняется многократнымъ раздвоеніемъ внутреннихъ, а м. б. и наружныхъ тычинокъ, какъ это не-

рѣдко бываетъ въ семействѣ *Capparidaceae*, что мы увидимъ впослѣдствіи.

Происхожденіе пестика крестоцвѣтныхъ объясняется такъ: пестикъ состоитъ изъ двухъ сросшихся краями боковыхъ плодолистиковъ, сидящихъ направо и налево отъ медианной плоскости (см. рис. 484), какъ у многихъ *Parave-raceae* и *Capparidaceae*. Постѣнные сѣменосцы расположены близъ краевъ плодолистиковъ, а отъ самихъ краевъ отходятъ выросты, которые, соединяясь другъ съ другомъ, обра-

зують ложную перегородку вдоль всей, по существу, одногнѣздной, на самомъ дѣлѣ ложно-двугнѣздной завязи. Плодъ — б. ч. стручекъ или стручечекъ, вскрывающійся двумя створками, снизу вверхъ (см. рис. 483, *d*), при чемъ освобождаются, въ видѣ рамки (*perlum*), сѣменосцы, съ натянутой между рамкой этой тонкой ложной перегородкой. Но есть и другое объясненіе происхожденія пестика крестоцвѣтныхъ, согласно которому пестикъ состоитъ здѣсь не изъ двухъ, а изъ четырехъ плодолистиковъ (см. рис. 489). Изъ нихъ два наружныхъ боковыхъ (*a*) бесплодныхъ образуютъ затѣмъ отдѣляющіяся снизу вверхъ отъ стручка и опадающія створки; два же внутреннихъ плодолистика (*b*), лежащихъ въ медіанной



Рис. 489. Диаграмма гинецея *Cruciferae*: двучленный двуциклическій гинецей.

плоскости, образуютъ *perlum* съ сѣменосцами и ложную перегородку (*c*). Послѣднее объясненіе строенія гинецея крестоцвѣтныхъ менѣе общепризнано, но, на мой взглядъ, оно правильнѣе. Въ такомъ случаѣ цвѣтокъ *Cruciferae* надо свести къ двучленному семициклическому, а формула его будетъ: $K_{2+2} C_4 A_{2+4} G_{2+2}$. Диаграмма гинецея выразится тогда такъ (см. рис. 489). Въ пользу этого именно

взгляда на строеніе и происхожденіе гинецея крестоцвѣтныхъ говоритъ способъ прохожденія сосудистоволокнистыхъ пучковъ въ плодолистикахъ и случайно встрѣчающіяся уродливости въ строеніи ихъ цвѣтовъ. У нѣкоторыхъ *Cruciferae* наблюдается ненормальное увеличеніе числа плодолистиковъ въ гинецеѣ; такъ, напримѣръ, у *Tetrapoma barbareifolium* имѣется въ гинецеѣ 4 плодолистика со столькими же сѣменосцами и перегородками; растение это весьма близко къ *Nasturtium palustre* и нѣкоторыми ботаниками разсматривается линію, какъ разновидность послѣдняго, съ ненормально развитымъ пестикомъ.

Сѣмена крестоцвѣтныхъ масленистыя, безъ бѣлка, тогда какъ у *Papaveraceae* сѣмена бѣлковые. Подобно *Papaveraceae*, *Cruciferae* — въ огромномъ большинствѣ случаевъ травы однолѣтнія, двулѣтнія или многолѣтнія, очень рѣдко попадаютъ въ семействѣ этомъ деревянистыя породы.

Энглеръ разсматриваетъ *Cruciferae*, какъ происшедшія изъ типа *Capparidaceae*. Многіе другіе систематики, наобо-

ротъ, производятъ *Capparidaceae* отъ *Cruciferae*. Я же думаю, что оба семейства представляютъ филогенетически двѣ производныя вѣтви отъ типа *Papaveraceae*, и что во всякомъ случаѣ *Cruciferae* филогенетически лучше всего выводятся изъ *Papaveraceae* черезъ *Hypocistis* и *Fumarioideae* (см. рис. 479, 1—4), какъ выше указано было при разборѣ діаграммы цвѣтка, чѣмъ отъ *Capparidaceae*.

***Capparidaceae*, каперцовыя** — довольно крупное семейство, состоящее изъ 35 родовъ и 450 видовъ; 10 родовъ



Рис. 490. Каперцы — *Capparis spinosa* L. въ Крыму, близъ Алушты (по фотографіи Б. А. Келлера).

монотипныхъ, 1 родъ сильно полиморфный — *Capparis*, каперцы, изъ цвѣточныхъ почекъ которыхъ изготовляются употребляемые въ качествѣ приправы къ пищѣ „каперцы“. Родъ этотъ содержитъ болѣе 150 видовъ, распространенныхъ въ тропическихъ, субтропическихъ и теплыхъ странахъ обоихъ полушарій. У насъ въ Россіи *Capparis* встрѣчается въ Крыму, на Кавказѣ, въ Закаспійской области, Джунгаріи и Туркестанѣ, въ сухихъ пустынныхъ мѣстностяхъ (см. рис. 490). Въ Сѣверной Америкѣ родъ этотъ отсутствуетъ. Онъ имѣетъ крупные, красивые цвѣты (см. рис. 491), б. ч. съ неопредѣленнымъ количествомъ тычинокъ; это кустарники или деревья, нерѣдко лазающіе и иногда снабженные колючками,

метаморфозированными прилистниками. Энглеръ раздѣляетъ весь обширный родъ *Capparis* на 16 естественныхъ секцій, имѣющихъ б. ч. опредѣленные географическіе ареалы. Въ золотоносныхъ слояхъ Haddom'a въ Австраліи (Викторіи) найденъ былъ ископаемый плодъ, по строенію весьма близкій къ роду *Capparis*, къ секціи *Busbeckia*, къ которой отно-

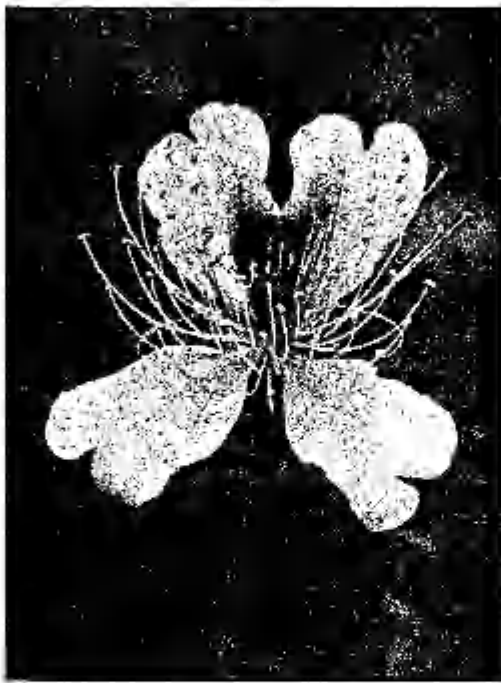


Рис. 491. Цвѣтокъ каперцовъ — *Capparis spinosa* L.; цвѣты раскрываются подъ вечеръ (по фотографіи Б. А. Келлера).

сится 7 видовъ, распространенныхъ нынѣ также въ Австраліи. Остатки эти названы были *Pleisio-capparis prisca* P. v. Müll. Все семейство *Capparidaceae* морфологически довольно естественно подраздѣляется на 5 подсемействъ. Оно представлено травами или кустарниками, иногда деревьями, распространеными въ тропическихъ и субтропическихъ странахъ обоихъ полушарій. Растения эти безъ млечнаго сока, съ простыми или пальчато-сложными

листьями, часто съ прилистниками. Въ тропическихъ странахъ растенія эти встрѣчаются весьма рѣдко, въ тропическихъ же странахъ предпочитаютъ сухія, континентальныя области и пустыни, а въ Америкѣ забираются высоко въ горы. Подсемейство *Emblingioideae*, представленное однимъ всего монотипнымъ родомъ, исключительно приурочено къ западной Австраліи, а подсемейство *Dipterygoidae*, представленное также однимъ всего родомъ, въ 5 видахъ, ограничено въ своемъ распространеніи африканско-аравійскими пустынями, встрѣчаясь въ Нубіи, Аравіи и Пенджабѣ. Остальныя три подсемейства имѣютъ

болѣе широкое географическое распространѣніе въ тропическихъ и субтропическихъ странахъ обоихъ полушарій. Особенно широкимъ географическимъ распространѣніемъ отличаются роды: *Cleome* (70 видовъ), *Polanisia* (30 видовъ), *Pedicularia* (10—15 видовъ), *Capparis* (болѣе 150 видовъ) и *Crataeva* (10 видовъ). При этомъ обнаруживается, однако, тотъ интересный фактъ, что центрами развитія подсемейства *Cleomatoideae* являются, съ одной стороны, притихоокеанская Сѣверная Америка, гдѣ сосредоточено очень много родовъ этого подсемейства, и южная Африка, гдѣ, наоборотъ, мы наблюдаемъ большое количество видовъ, но мало родовъ. Подсемейство *Roydsioideae*, представленное всего 3 родами и 12 видами, сосредоточено главнымъ образомъ въ Индіи, а одинъ родъ въ Мексикѣ. Самое обширное подсемейство *Capparidoideae*, въ свою очередь, распадается на двѣ естественныхъ трибы. Триба *Maerueae*, въ двухъ родахъ и около 70 видовъ, исключительно свойственна тропическимъ странамъ Старога свѣта, съ значительнымъ преобладаніемъ въ Африкѣ. Этой трибѣ въ тропической и субтропической Южноймерикѣ, въ особенности въ Андахъ, соотвѣтствуетъ цѣлый рядъ родовъ трибы *Capparideae*, съ полиморфнымъ родомъ *Capparis* и монотипнымъ родомъ *Stübelia* во главѣ. Въ противоположность большому богатству видами рода *Capparis* въ Бразиліи, тропики Старога свѣта хотя и не лишены представителей этого рода, но весьма бѣдны ими. Зато въ Африкѣ мы встрѣчаемъ 3 упрощенныхъ безлепестныхъ эндемичныхъ рода, родственныхъ роду *Boscia*, тоже преобладающему въ тропической Африкѣ, а широко распространенный подъ тропиками обоихъ полушарій родъ *Crataeva* имѣетъ также въ Африкѣ 3 родственныхъ рода. Монотипный родъ *Aprophyllum* приуроченъ къ Австраліи.

Описанное географическое распространѣніе семейства *Capparidaceae* указываетъ на его сравнительно новѣйшее происхожденіе. Въ ископаемомъ состояніи семейство это почти не извѣстно. Кромѣ вышеупомянутаго плода *Plesiocapparis prisca*, найденнаго въ золотоносныхъ слояхъ Викторіи въ Австраліи, изъ тѣхъ же австралійскихъ слоевъ описанъ былъ ископаемый родъ *Dieune* F. v. Müll., а Унгеромъ описанъ былъ ископаемый видъ рода *Capparis*, *C. ogygia* Ung. Но принадлежность обоихъ этихъ остатковъ къ семейству

Capparidaceae весьма сомнительно. Шимперъ относитъ остатки, описанные Унгеромъ подъ именемъ *Capparis ogygia* къ *Leguminosae-Phaseoleae*, а ископаемый родъ *Dieue* съ одинаковымъ правомъ можетъ быть отнесенъ и къ *Proteaceae*, и къ *Capparidaceae*, и къ *Pittosporaceae*. Внѣшнимъ видомъ онъ скорѣе напоминаетъ родъ *Grevillea* изъ семейства *Proteaceae*.

Семейство *Capparidaceae*, съ одной стороны, морфологически близко къ *Papaveraceae*, съ другой же стороны, весьма близко къ *Cruciferae* расположеніемъ лепестковъ вѣнчика и андроея и строеніемъ сѣмени; образованіемъ медоноснаго диска и гинофора *Capparidaceae* сближаются съ *Resedaceae*.



Рис. 492. Диаграммы цвѣтовъ *Cruciferae* (4) и *Capparidaceae* (5—8): 4 — *Cruciferae*; 5 — *Cleome tetrandra*; 6 — *Dactylaena micrantha*; 7 — *Cleome spinosa*; 8 — *Poldinia graveolens* (по Эйхлеру).

По мнѣшю Веттштейна, *Capparidaceae* представляютъ типъ, изъ котораго могутъ быть выведены *Cruciferae*, но сами они пошли дальше послѣднихъ въ своемъ развитіи. Того же взгляда, какъ мы видѣли, придерживается въ новѣйшее время и Энглеръ; я же думаю, что оба типа — и *Cruciferae*, и *Capparidaceae* представляютъ двѣ самостоятельныхъ параллельныхъ вѣтви, развившихся изъ *Papaveraceae*.

Морфологическая близость *Capparidaceae* къ *Cruciferae* ясно вытекаетъ изъ разсмотрѣнія прилагаемыхъ діаграммъ разныхъ типовъ *Capparidaceae* и сравненія ихъ съ діаграммой *Cruciferae* (см. рис. 492). Изъ діаграммъ этихъ мы видимъ, что чашечка *Capparidaceae* четырехлистная, вѣнчикъ обычно состоитъ изъ четырехъ діагонально расположенныхъ лепестковъ, совершенно какъ у *Cruciferae* (ср. фиг. 5—8 съ фиг. 4). Андроей устроенъ весьма различно; онъ состоитъ либо изъ 4 чередующихся съ лепестками тычинокъ (фиг. 5), либо изъ 6, при чемъ 4 изъ нихъ можно свести къ двумъ, лежащимъ въ медіанной плоскости и подвергшимся расщепленію, какъ у *Cruciferae* (ср. фиг. 7 съ фиг. 4); наконецъ, число тычи-

нокъ, вслѣдствіе дальнѣйшаго расщепленія не только тычинокъ медианныхъ, но и боковыхъ, можетъ быть 8 и даже неопредѣленное количество (см. фиг. 8, на рис. 492 и рис. 493), или часть тычинокъ можетъ обратиться въ стаминодии (фиг. 6). Гинецей въ большинствѣ случаевъ состоитъ изъ 2-хъ плодолистиковъ съ постѣнными сѣменосцами, какъ у *Cruciferae* (ср. фиг. 5—8 съ фиг. 4), но безъ ложной перегородки посрединѣ. Бываютъ, впрочемъ, случаи, когда у *Capparidaceae* гинецей состоитъ изъ большаго количества плодолистиковъ, какъ у многихъ *Papaveraceae*, и въ плодѣ, вслѣдствіе того, что постѣнные сѣменосцы вдаются внутрь, образуется много



Рис. 493. *Capparis spinosa*, цвѣтушая вѣтвь въ естественную величину (по Веттштейну).



Рис. 494. Плодъ *Capparis spinosa* въ естественную величину (по Веттштейну).

перегородокъ. Цвѣты у *Capparidaceae* либо правильные, либо чаще двусимметричные (см. рис. 491 и 493), хотя зигоморфія не достигаетъ здѣсь такого сильнаго развитія, какъ у высшихъ *Ranunculaceae* (*Aconitum*, *Delphinium*) или у *Fumarioideae* (*Corydalis*, *Fumaria*). Плодъ *Capparidaceae* — коробочка (см. рис. 494), стручекъ или ягода. Сѣмена, какъ у *Cruciferae*, безъ бѣлка или съ ничтожнымъ количествомъ его. Кромѣ тычинокъ, въ цвѣтахъ *Capparidaceae* образуются нерѣдко медоносные диски (см. фиг. 5—8, на рис. 492), представляющие выросты цвѣтоложа и имѣющие различное устройство и расположение. Присутствіемъ такихъ медоносныхъ дисковъ, отсутствующихъ у *Cruciferae* и *Papaveraceae*, *Capparidaceae* сближаются съ *Resedaceae*. У многихъ *Capparidaceae* цвѣтоложе сильно разрастается между андроцеумъ и гине-

цеемъ, образуя особый органъ — колонку или гинофоръ (gynophorum) (см. рис. 494); нерѣдко на подобной же колонкѣ выносятся вверхъ изъ цвѣтка не только плодolistики, но и тычинки, и тогда она носитъ названіе андрогупорhогит'а (см. рис. 495).

Образованіемъ гинофора *Capparidaceae* также сближаются съ *Resedaceae*. Присутствіе мирозиновыхъ клѣтокъ въ тканяхъ *Capparidaceae* сближаетъ ихъ съ *Cruciferae* и *Resedaceae*, а нерѣдко встрѣчающійся у нихъ многочленный андрогиней указываютъ на родственныя отношенія къ *Papaveraceae*.



Рис. 495. *Pedicellaria pentaphylla*, цвѣтокъ съ сильно развитымъ андрогиней (по Вармингу).

Съ *Papaveraceae* *Capparidaceae* связаны не только морфологическими признаками, но и небольшимъ промежуточнымъ семействомъ *Tovariaceae*. Это монотипное семейство, состоящее изъ одного всего рода *Tovaria* и двухъ видовъ, водящихся въ Вестъ-Индіи и Андахъ тропической Южной Америки, имѣетъ восьмилістную чашечку, 8 лепестковъ вѣнчика, 8 тычинокъ и гинецей изъ 6—8 плодolistиковъ; завязь, вслѣдствіе сильнаго разрастанія сѣменосцевъ — восьмигнѣздная. Однолѣтнія голыя травы съ тройными сложными листьями. Бентамъ и Гукеръ причисляли родъ этотъ къ семейству *Phytolaccaceae*,

но новѣйшія изслѣдованія выяснили самостоятельное положеніе этого рода, который новѣйшими систематиками выдѣляется въ особое семейство, промежуточное между *Papaveraceae* и *Capparidaceae*.

Семейство *Resedaceae*, резедовыя, относилось прежде къ порядку *Cystiflorae*, т. е. *Parietales*; новѣйшіе авторы рассматриваютъ его, какъ конечный членъ порядка *Rhoeadales*, составляющій переходный типъ къ порядку *Parietales*. *Resedaceae* — небольшое семейство, распространенное главнымъ образомъ въ средиземноморской области. Оно состоитъ изъ 6 родовъ и 60 видовъ, 2 рода монотипныхъ.

Это травы или кустарники съ очередными листьями и

мелкими прилистниками. Цвѣты зигоморфные (см. рис. 496). Чашечка 4—8-листная (см. діаграмму на рис. 497); лепестковъ б. ч. 2—8, б. и. м. раздѣльныхъ, рѣже ихъ совсѣмъ нѣтъ. Тычинки въ числѣ отъ 3 до многихъ; гинецей же состоитъ изъ 2—6 свободныхъ или не совершенно сросшихся между собою плодolistиковъ, ибо завязь сверху не замкнутая. Это единственный случай среди покpытосѣмныхъ, гдѣ завязь не вполне замкнутая, полукрѣпкая; она возвращаетъ насъ какъ бы къ прототипу цвѣтковыхъ растений, къ растеніямъ голосѣмнымъ. Сѣмяпочки сидятъ поспѣнно.



Рис. 496. Продольный разрѣзъ цвѣтка резеды — *Reseda lutea*:
d — дискъ (по Baillon).

Двусторонняя симметрія цвѣтка (признакъ, съ другой стороны, высокаго развитія и новѣйшаго происхожденія *Resedaceae*) обусловлена усиленнымъ развитіемъ обращенныхъ къ



Рис. 497. Діаграмма цвѣтка *Reseda odorata* — резеды: d — дискъ (по Эйхлеру).

главной оси частей цвѣтка и образованіемъ своеобразнаго медоноснаго диска (d), происхожденіе котораго, какъ и у *Capparidaceae* (ср. діаграммы на рис. 492, 6—8), надо искать въ разрастаніи цвѣтоложа. Медоносныя эмергенціи цвѣтоложа въ цвѣтахъ *Cruciferae* (см. рис. 485 на стр. 491) составляютъ какъ бы прототипъ этихъ дисковидныхъ образований у *Capparidaceae* и, въ наиболѣе развитомъ видѣ, у *Resedaceae* (d на рис. 496 и 497). Кромѣ

диска, *Resedaceae*, какъ мы уже знаемъ, сближаются съ *Capparidaceae* образованіемъ гинофора (см. рис. 496) или андрогинофора, мирозиновыми клѣтками въ тканяхъ вегетативныхъ органовъ и зигоморфіей цвѣтка (см. рис. 496). Сѣмена у нихъ безъ бѣлка.

Небольшое семейство *Moringaceae*, представленное однимъ всего родомъ *Moringa* (см. рис. 498), въ трехъ видахъ, распространено въ Остѣ-Индіи и аравійско-африканскихъ пустыняхъ и относится нѣкоторыми систематиками тоже къ *Rhoeadales*. Это — деревья съ сложными непарно-перистыми

листьями и пятичленными зигоморфными цвѣтами, представляющіе скорѣе прототипъ *Leguminosae*, чѣмъ *Rhoeadales*. Но, съ другой стороны, постѣнное расположение сѣмяпочекъ и образование гинофора сближаютъ растения эти съ *Reseda*-



Рис. 498. *Moringa oleifera* L. и т.: А — вѣтвь съ цвѣтами, В — цвѣтокъ, С — продольный его разрѣзъ, D — поперечный разрѣзъ завязи, E — плодъ, F — часть плода безъ передней створки, G — сѣмя (по Паксу).

ceae. Очень возможно, что въ лицѣ *Moringaceae* мы имѣемъ осколокъ весьма древняго промежуточнаго типа, связывающаго *Rhoeadales* съ *Leguminosae*. Это уже не типичныя *Rhoeadales*, но и не выработавшіяся въ настоящий типъ *Rosales*, куда относятся *Leguminosae* вообще, въ частности *Papilionaceae*. Какъ всякій переходный типъ между отдаленными

группами въ системѣ, *Moringaceae*, конечно, представляютъ группу олиготипную, нынѣ вымирающую и имѣющую небольшой ареалъ географическаго распространения. Но съ точки зрѣнія филогенетической системы, такіе переходные типы, совмѣщающіе въ себѣ признаки различныхъ семействъ и даже порядковъ, особенно интересны, ибо они, какъ яркіе факелы, освѣщаютъ намъ туманный путь нашъ по лабиринту филогенетическаго родства покрытосѣменныхъ растений.

Заканчивая порядокъ *Rhoeadales*, а вмѣстѣ съ тѣмъ и вообще разсмотрѣніе всѣхъ простѣйшихъ покрытосѣменныхъ растений, которыя я объединяю подъ общимъ именемъ — *Protoanthophytæ*, мы можемъ въ слѣдующей схемѣ (см. рис. 499) представить филогенетическое родство *Rhoeadales*:

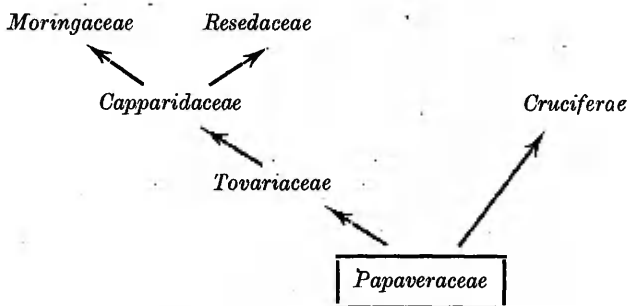


Рис. 499. Схема филогенетическаго родства *Rhoeadales* (по Н. И. Кузнецову).

Рядъ *Papaveraceae* ➤ *Tovariaceae* ➤ *Capparidaceae* расщепляется въ концѣ концовъ на двѣ вѣтви — *Resedaceae* и *Moringaceae*; первая ведутъ насъ къ высшимъ цвѣтковымъ растеніямъ, къ порядку *Parietales*, вторыя туда же, но черезъ *Leguminosae*.

Во всякомъ случаѣ, и въ порядкѣ *Rhoeadales*, какъ и въ другихъ ранѣе разсмотрѣнныхъ порядкахъ, мы ясно видимъ постепенную эволюцію цвѣтка и вообще всего этого типа растений отъ формъ болѣе простыхъ къ формамъ все болѣе и болѣе сложнымъ, болѣе и болѣе развитымъ. Числовыя отношенія различныхъ семействъ порядка *Rhoeadales* можно сопоставить въ слѣдующей табличкѣ:

	Родовъ	Видовъ	Монотип- ныхъ	Политип- ныхъ
<i>Papaveraceae</i>	28	600	15	1
<i>Cruciferae</i>	208	2000	75	4
<i>Tovariaceae</i>	1	2	—	—
<i>Capparidaceae</i>	35	450	10	1
<i>Resedaceae</i>	6	60	2	—
<i>Moringaceae</i>	1	3	—	—

Числовыя же отношенія трехъ крупныхъ порядковъ отдѣла *Polycarpicae* видны изъ слѣдующей таблички:

	Семействъ	Родовъ	Видовъ	Монотип- ныхъ	Политип- ныхъ
<i>Anonales</i>	11	132	2541	39	3
<i>Ranales</i>	6	110	1676	38	4
<i>Rhoeadales</i>	6	280	3115	102	6

Восходя отъ *Anonales* черезъ *Ranales* къ *Rhoeadales*, мы постепенно, такъ же какъ и въ отдѣлѣ *Monochlamydeae*, отъ типовъ болѣе примитивныхъ переходимъ къ типамъ все болѣе и болѣе сложнымъ, все болѣе и болѣе совершеннымъ. Но среди *Monochlamydeae* мы начали съ порядковъ и семействъ, уже весьма немногочисленныхъ, по числу свойственныхъ имъ родовъ и видовъ, и въ лицѣ *Caryophyllaceae* достигли высшаго и весьма нынѣ многочисленнаго типа цвѣтковыхъ растений, цвѣты котораго построены по тому же основному плану, по какому построены цвѣты всѣхъ раздѣльнолепестныхъ и сростнолепестныхъ настоящихъ двудольныхъ растений. Однако, отъ *Caryophyllaceae* мы не имѣемъ дальнѣйшихъ филогенетическихъ связей къ высшимъ цвѣтковымъ растеніямъ.

Polycarpicae представлены еще и донинѣ многочисленными семействами, родами и видами простѣйшихъ цвѣтковыхъ растений, главнымъ образомъ сосредоточенными въ порядкѣ *Anonales*. Отсюда мы имѣемъ довольно быстрый переходъ къ типичнымъ цвѣтамъ цвѣтковыхъ растений съ законами кратныхъ отношеній и чередованія органовъ черезъ порядки *Ranales* и *Rhoeadales*, гораздо болѣе быстрый, чѣмъ среди *Monochlamydeae*, и вмѣстѣ съ

тѣмъ цѣлый рядъ переходныхъ типовъ къ высшимъ анто-
 фитнымъ растеніямъ, главнымъ образомъ, къ типу *Parietales*;
 затѣмъ очень ясную филогенетическую связь къ типу насто-
 ящихъ однодольныхъ растений, а также менѣе ясную, но все
 же нѣкоторую связь къ типамъ *Myrtiflorae* и *Rosales*, въ
 частности *Leguminosae*. И рядъ

Anonales ➤ *Ranales* ➤ *Rhoadales*

является такимъ же естественнымъ филогенетическимъ ря-
 домъ, какимъ среди *Monochlamideae* былъ рядъ

Myricales ➤ *Juglandales* ➤ *Fagales* ➤ *Urticales* ➤ *Centrospermae*.

Приведенная выше табличка цифровыхъ отношеній въ от-
 дѣлѣ *Polycarpicae* во всякомъ случаѣ не противорѣчитъ этому
 общему нашему заключенію о филогенетическомъ значеніи
 ряда порядковъ *Polycarpicae*.

Лекція двадцать вторая.

Беннеттитовыя — Bennettitales, простѣйшія ископаемыя голосѣмныя.

На прошлой лекціи мы закончили разсмотрѣніе важнѣйшихъ типовъ отдѣла *Polycarpicae* покрытосѣмныхъ растений. Подобно тому, какъ при изученіи отдѣла *Monochlamydeae* мы оставили безъ разсмотрѣнія нѣкоторые второстепенные порядки, какъ на примѣръ, *Leitneriales*, *Proteales*, *Santalales*, представляющіе либо боковыя, либо самостоятельныя короткія вѣтви, не имѣющія для насъ сейчасъ особаго значенія при выясненіи общаго вопроса филогенетическаго развитія цвѣтковыхъ растений, такъ и при изученіи отдѣла *Polycarpicae* мы пропустили нѣкоторыя группы или порядки этихъ растений, изученіе которыхъ не повліяетъ на общее заключеніе о развитіи цвѣтка и самаго типа *Polycarpicae* изъ типовъ болѣе простѣйшихъ растений. Галлье и Лотси къ отдѣлу *Polycarpicae*, кромѣ изученныхъ нами трехъ порядковъ — *Anonales*, *Ranales* и *Rhoeadales*, относятъ еще порядки *Piperales*, *Aristolochiales*, *Nepenthales* и *Hamameltdales*. Сюда, съ такимъ же правомъ, можно отнести и порядокъ *Helobiae* изъ однодольныхъ растений. Порядокъ *Piperales* мы разсмотрѣли въ началѣ нашего курса, какъ самостоятельную филогенетическую вѣтвь, имѣющую, согласно новѣйшимъ воззрѣніямъ, филогенетическую связь съ порядкомъ *Spadiciflorae* изъ однодольныхъ растений. Причислять порядокъ *Piperales* къ отдѣлу *Polycarpicae*, на мой взглядъ, такъ же не естественно, какъ объединять его въ одно или сближать съ

порядкомъ *Polygonales*. Здѣсь мы имѣемъ явленіе гомоплазіи, а не филогенетическаго родства. Порядки *Hamamelidales* и *Helobiae* несомнѣнно представляютъ переходные типы отъ *Polycarpicae* къ высшимъ цвѣтковымъ растеніямъ—двудольнымъ и однодольнымъ, и ихъ цѣлесообразнѣе разсмотрѣть при изученіи высшихъ типовъ цвѣтковыхъ растений. Порядки же *Aristolochiales* и *Nepenthales* (или *Sarraceniales*, какъ называется послѣдній порядокъ Энглеръ) дѣйствительно относятся еще къ *Polycarpicae*, но мы можемъ не разсматривать ихъ ближе, ибо это боковыя вѣтви *Polycarpicae*, детальное изученіе которыхъ не измѣнитъ нашего общаго представленія объ исторіи развитія цвѣтковыхъ растений и ихъ specialнаго органа — цвѣтка.

Итакъ, мы имѣемъ два отдѣла простѣйшихъ цвѣтковыхъ растений — *Monochlamydeae* и *Polycarpicae*; но простота организации ихъ выражается б. ч. діаметрально противоположными признаками. *Monochlamydeae* въ самыхъ низшихъ своихъ представителяхъ имѣютъ архаическія черты строенія въ образованіи и устройствѣ зародышеваго мѣшка, въ эндотропномъ ростѣ пыльцевой трубочки, сближающихъ ихъ съ голосѣмными растеніями. Древнѣйшія *Monochlamydeae* извѣстны съ мѣлового періода, т. е. съ той эпохи, когда вообще появились цвѣтковыя растенія на земномъ шарѣ, и при томъ извѣстны они уже въ мѣловомъ періодѣ въ формахъ и типахъ, близкихъ къ формамъ и типамъ нынѣ живущимъ, а потому предположеніе, дѣлаемое многими систематиками, что это формы производныя, редуцированныя отъ болѣе сложныхъ цвѣтковыхъ растений, встрѣчаетъ неодолимые препятствія, именно, въ вышеприведенныхъ фактахъ морфологическаго ихъ строенія и данныхъ палеонтологіи. Если *Monochlamydeae* со временъ мѣлового періода встрѣчаются въ своихъ простѣйшихъ типахъ неизмѣненными или очень мало измѣненными до настоящаго времени, то для доказательства того, что это типы производные, какъ то хотятъ видѣть Галлье, Арберъ, Паркинъ, Лотси и др., надо допустить, что формы цвѣтковыхъ, изъ которыхъ они произошли путемъ упрощенія цвѣтка, существовали гораздо ранѣе мѣлового періода, а это положительно противорѣчитъ даннымъ палеонтологіи, такъ какъ и простѣйшія *Polycarpicae*, напримѣръ, *Magnoliaceae*, встрѣчаются не ранѣе мѣлового періода, а раз-

вились и расчленились *Polycarpicae* особенно сильно въ третичный періодъ, когда простѣйшія *Monochlamydeae* давно уже существовали. Если простоту строенія цвѣточныхъ покрововъ и андроцея *Monochlamydeae* и приспособленія къ вѣтроопыляемости и можно объяснять явленіями атрофіи и редукціи отдѣльныхъ членовъ цвѣтка, то совершенно нельзя дать такое же объясненіе явленіямъ халазогаміи, эндотропному росту пыльцевой трубочки, примитивному образованію или строенію зародышевого мѣшка у нѣкоторыхъ низшихъ *Monochlamydeae*; несомнѣнно, это признаки архаическіе, указывающіе, такъ же какъ и палеонтологическія данныя, на древность *Monochlamydeae* и на филогенетическую близость ихъ къ голосѣмнымъ или вообще къ архегоніатнымъ растеніямъ. Нѣкоторые систематики указываютъ на признаковъ высокаго развитія *Monochlamydeae*, на производный, а не примитивный ихъ характеръ — на сложно устроенныя ихъ соцвѣтія. Имѣя весьма примитивное устройство цвѣтовъ (по мнѣнію систематиковъ этихъ—сильно упрощенные цвѣты, вслѣдствіе возвращенія къ вѣтроопыляемости), *Monochlamydeae*, даже самыя низшія, собираютъ цвѣты эти б. ч. въ весьма сложныя соцвѣтія, и мы не видимъ среди *Monochlamydeae* единичныхъ, крупныхъ цвѣтовъ типа простѣйшихъ *Polycarpicae*. Конечно, сложно-устроенное соцвѣтіе есть признаковъ болѣе высокой степени развитія, но въ силу не разъ упомянутого ранѣе закона корреспондирующихъ стадій развитія, и простѣйшіе типы растений могутъ имѣть нѣкоторые высоко-развитые органы, опередившіе въ своемъ развитіи эволюцію самого даннаго типа. Припомните птеридоспермы, папоротники палеозойской эры, приносившіе, однако, въ тѣ отдаленныя времена сѣмена, тогда какъ нынѣ живущіе папоротники, конечно, сѣмянъ не приносятъ, а размножаются одноклѣтными спорами. Также и примитивныя цвѣтковые растенія — *Monochlamydeae*, при всей общей простотѣ своей организаци, при примитивно-устроенныхъ цвѣтахъ могли имѣть уже съ древнѣйшихъ временъ (со временъ мѣлового періода), въ силу того же закона корреспондирующихъ стадій развитія, весьма сложныя соцвѣтія, тѣмъ болѣе, что и съ экологической точки зрѣнія обладаше такими именно сложными соцвѣтіями для нихъ, какъ растений вѣтроопыляемыхъ, было въ высшей степени полезно.

Другой важный аргументъ въ пользу воззрѣнія, что *Monochlamydeae* растенія производныя, а не примитивныя, — это невозможность непосредственно связать ихъ съ какимъ-либо существующимъ или существовавшимъ типомъ голосѣмныхъ растеній. Изучая *Casuarinaceae*, мы видѣли, что они до нѣкоторой степени напоминаютъ намъ родъ *Ephedra* изъ голосѣмныхъ. Но болѣе детальное изученіе, какъ рода *Ephedra*, такъ и вообще *Gnetaceae* (*Gnetum*, *Welwitschia*), показало намъ, что *Gnetaceae*, этотъ высшій типъ голосѣмныхъ, имѣетъ совершенно обособленное положеніе въ системѣ, а теорія Веттштейна, старающаяся объяснить происхожденіе цвѣтка покрытосѣмныхъ изъ соцвѣтія типа *Ephedr'*ы черезъ соцвѣтіе типа *Casuarin'*ы, несмотря на все свое остроуміе и послѣдовательность, именно въ этомъ то кардинальномъ пунктѣ, въ вопросѣ, съ какими именно голосѣмными можно филогенетически связать простѣйшія *Monochlamydeae*, является весьма и весьма слабо обоснованной, по крайней мѣрѣ, съ моей точки зрѣнія.

Polycarpicae ни въ высшихъ, ни въ низшихъ своихъ типахъ не имѣютъ столь примитивныхъ особенностей въ устройствѣ зародышеваго мѣшка, въ явленіяхъ оплодотворенія, какъ низшія *Monochlamydeae*; въ ископаемомъ состояніи, хотя нѣкоторые низшіе представители *Polycarpicae* и извѣстны такъ же съ мѣлового періода, какъ и низшіе представители *Monochlamydeae*, но все же, въ общемъ, *Polycarpicae* менѣе характерны для древнѣйшихъ отложеній, въ которыхъ встрѣчаются покрытосѣмныя растенія, чѣмъ *Monochlamydeae*. Морфологическая связь ихъ съ голосѣмными проявляется лишь въ характерномъ для голосѣмныхъ строеніи древесины (отсутствіе сосудовъ и присутствіе окаймленныхъ поръ въ трахеидахъ) у нѣкоторыхъ низшихъ *Polycarpicae* (у нѣкоторыхъ магноліевыхъ и у *Trochodendraceae*). Въ процессѣ оплодотворенія — рѣзкая разница между простѣйшими *Polycarpicae* и голосѣмными. Наконецъ, уже простѣйшія *Polycarpicae* имѣютъ крупные, хорошо развитые цвѣты, съ ясно развитымъ цвѣточнымъ покровомъ, съ андроцеємъ и гинецеємъ; слитноплость цвѣтка у *Polycarpicae* преобладаетъ и встрѣчается у простѣйшихъ представителей; раздѣльно-плость же цвѣтовъ здѣсь, несомнѣнно, явленіе вторичное, тогда какъ у голосѣмныхъ исключительно мы видимъ

раздѣльнополость, а у *Monochlamydeae*, на мой взглядъ, раздѣльнополость явленіе первичное, постепенно переходящее въ двуполость подъ вліяніемъ перехода отъ анемофиліи къ энтомофиліи. Все это, на первый взглядъ, кладетъ рѣзкую грань между голосѣмными и *Polycarpicae*, гораздо болѣе рѣзкую, чѣмъ между голосѣмными и *Monochlamydeae*. И несмотря на эту рѣзкую грань, а равно и на то, что цвѣты *Polycarpicae*, въ типѣ, полночленные, состоящіе изъ околоцвѣтника, андроеца и гинецея, *Polycarpicae* представляютъ растенія весьма примитивныя; примитивность *Polycarpicae* выражается въ неопредѣленномъ и при томъ большомъ количествѣ органовъ каждаго члена цвѣтка (околоцвѣтника, андроеца и гинецея), въ спиральномъ, ациклическомъ расположеніи органовъ того или иного члена цвѣтка, въ апокарпії, въ отсутствіи на низшихъ ступеняхъ развитія сложныхъ соцвѣтій и въ примитивныхъ приспособленіяхъ къ насѣкомоопыляемости у низшихъ *Polycarpicae*. И у *Monochlamydeae*, и у *Polycarpicae* въ строеніи цвѣтовъ ихъ сначала совсѣмъ еще не выражены законы кратныхъ отношеній и чередованія органовъ, и только мало-по-малу въ обоихъ отдѣлахъ, переходя отъ формъ низшихъ къ высшимъ, мы, наконецъ, встрѣчаемся съ такими цвѣтами, гдѣ законы эти устанавливаются прочно и такимъ образомъ приводятъ насъ къ тому типу цвѣтка — обоеполому, циклическому, съ законами кратныхъ отношеній и чередованія органовъ, который характеренъ для всѣхъ высшихъ цвѣтковыхъ растений. *Monochlamydeae* морфологически ближе къ современнымъ голосѣмнымъ, но непосредственно связующаго типа между голосѣмными и *Monochlamydeae* мы, однако, до сихъ поръ еще не знаемъ. *Polycarpicae* хотя морфологически стоятъ дальше отъ современныхъ голосѣмныхъ, чѣмъ *Monochlamydeae*, однако, мы знаемъ среди ископаемыхъ голосѣмныхъ такой типъ, который довольно хорошо филогенетически связываетъ голосѣмныя съ *Polycarpicae*. Это вымершія нынѣ растенія — *Bennettitales*, съ которыми намъ необходимо поэтому познакомиться поближе.

Bennettitales представляютъ вымершія ископаемыя голосѣмныя растенія, по внѣшнему виду похожія на *Cycadaceae*, но сильно отличающіяся отъ нихъ органами раз-

множенія. Жили они въ мезозойскую эру, въ тріасовый, юрскій и мѣловой періоды, причемъ особенно обильно распространены были въ юрскомъ періодѣ. Изъ тріасоваго періода извѣстно еще очень мало остатковъ этихъ растений, тогда какъ въ отложеніяхъ юрскаго и ниже-мѣловаго періода остатки ихъ попадаютъ весьма часто, и ископаемые экземпляры ихъ находимы были въ различныхъ частяхъ земного шара, а именно, они были найдены въ Англіи, Шотландіи, Бельгіи, Франціи, Италіи, Галиціи, сѣверо-западной Германіи, Верхней Силезіи, въ Польшѣ, Россіи, въ Британской Индіи и, въ особенности, въ Сѣверной Америкѣ, гдѣ остатки ихъ въ весьма хорошей сохранности обнаружены въ Мерилендѣ, Сѣверной Каролинѣ, Колорадо, Южномъ Канзасѣ, Южной Дакотѣ, Вейомингѣ, Калифорніи и на островѣ Принца Эдварда.

Весьма часто находимы были отпечатки листьевъ этихъ растений, очень похожіе по своему внѣшнему виду на листья *Cycadaceae*; сообразно ихъ формѣ и нерватурѣ, листья эти уже давно описаны были палеонтологами подъ именами *Dionites*, *Zamites*, *Cycadites*; но встрѣчаются отпечатки и такихъ листьевъ *Bennettitales*, которые довольно рѣзко отличаются отъ листьевъ современныхъ цикадовыхъ; они были описаны подъ именемъ *Otozamites*. Такое разнообразіе типовъ листьевъ этихъ растений показываетъ намъ, что вымершіе *Bennettitales* были въ мезозоѣ представлены гораздо болѣе многочисленными и разнообразными формами, чѣмъ нынѣ живущія *Cycadaceae*. Одновременно съ отпечатками листьевъ были нерѣдко находимы ихъ крупныя, подчасъ гигантскіе стволы, а изрѣдка и органы размноженія, либо въ видѣ отдѣльныхъ ископаемыхъ остатковъ, либо въ органической связи съ остатками ихъ стеблей и даже, въ очень рѣдкихъ случаяхъ, въ связи и съ листовидными органами.

Остатки эти дали возможность Вилліамсону уже сравнительно очень давно реставрировать общій видъ этого вымершаго ископаемаго типа; реставрація Вилліамсона, въ общемъ, весьма правдоподобна и не противорѣчитъ новѣйшимъ, болѣе детальнымъ и хорошо изученнымъ даннымъ объ этомъ древнемъ мезозойскомъ типѣ. Вилліамсоновская реставрація, описанная авторомъ подъ именемъ *Zamia gigas*, была переименована затѣмъ Carruthers'омъ въ

Williamsonia gigas (см. рис. 500), когда болѣе детальное изученіе органовъ размноженія показало, что, въ сущности, растение это, равно и цѣлый рядъ другихъ родственныхъ ископаемыхъ остатковъ не принадлежатъ къ типу современныхъ *Cycadaceae*, а представляютъ совершенно особый типъ вымер-



Рис. 500. *Williamsonia gigas* — реставрація одного изъ вымершихъ представителей группы *Bennettitales* (по Вильямсону); виденъ высокий древовидный стволъ съ ромбическими листовыми слѣдами, крона изъ крупныхъ перистыхъ листьевъ, типа *Zamia*, и шаровидныя чешуйчатая плодonoшенія.

нихъ голосѣмныхъ, имѣющихъ нѣкоторыя черты строения, сближающія ихъ съ растениями покрытосѣменными.

Согласно новѣйшимъ изслѣдованіямъ, *Bennettitales* представляютъ такіа цикадоподобныя растения, которыя частью имѣютъ признаки болѣе примитивныя, чѣмъ нынѣ живущія *Cycadaceae* (см. рис. 501), частью же признаки значительно болѣе высокой организаціи, чѣмъ современныя *Cycadaceae* и даже вообще голосѣмныя. Это дѣйствительно формы переходныя

между голосѣмными и покрытосѣменными, нѣкоторыми признаками своими напоминающія, однако, даже папоротникиобразныя.

Bennettitales, по способу прохождения сосудистоволокнистыхъ пучковъ изъ стебля въ листья, представляютъ растения, стоящія на значительно болѣе низкой ступени развитія, чѣмъ *Cycadaceae*; подобно папоротникамъ, они имѣли у основанія листьевъ чешуйчатые волоски, и въ каждый листъ ихъ изъ стебля вступаетъ всего одинъ сосудистый

пучекъ. Микроспорофиллы *Bennettitales* имѣютъ листовидную форму, весьма напоминающую, какъ увидимъ далѣе, споролистки, вайи папоротниковъ.

Съ другой стороны, органы размноженія ихъ, микро- и макроспоролистки, собраны въ особыя образованія, шишки



Рис. 501. Крупные экземпляры одного изъ простѣйшихъ *Cycadaceae* — *Cycas revoluta*, въ Ботаническомъ Саду въ Токио (по фотографіи П. В. Сюзева).

или стробилы, совершенно особой организаціи, существенно отличающіеся по строенію своему отъ таковыхъ же собраній микроспоролистиковъ или макроспоролистиковъ у *Cycadaceae* и до извѣстной степени приближающіеся къ первобытному типу цвѣтка покрытосѣмныхъ растений. Устройствомъ такого стробила или шишки, детально изученной Саггитерс'омъ, Сольмсъ-Лаубахомъ и Линье (Lignier), а въ новѣйшее время (въ 1906 г.)

въ особенности Виландомъ, имѣвшимъ въ рукахъ своихъ огромный ископаемый матеріалъ въ прекрасной сохранности, изъ Сѣверной Америки, *Bennettitales* скорѣе напоминаютъ намъ покрытосѣменные растенія, чѣмъ *Cycadaceae* и прочія простѣйшія или высшія голосѣменные. Если мы подъ именемъ цвѣтка цвѣтковыхъ (покрытосѣменныхъ) растеній будемъ понимать, согласно ученію поэта и натурфилософа Гёте, метаморфозированный листостебельный побѣгъ, приспособленный для цѣлей размноженія и состоящій изъ метаморфозированнаго сокращеннаго осевого органа — тора и сидящихъ вокругъ этого тора въ опредѣленной послѣдовательности, снизу вверхъ, метаморфозированныхъ листьевъ, образующихъ въ самомъ низу тора цвѣточный покровъ, далѣе мужскіе органы размноженія, андроцей или собраніе тычинокъ, и на самомъ верхнемъ концѣ тора женскіе органы, гинецей или собраніе плодолистиковъ, то такое опредѣленіе цвѣтка (при томъ же непремѣнно обоеполого) мы должны будемъ вполне послѣдовательно и логично всецѣло примѣнить и къ шишкѣ или стробилу *Bennettitales*. Въ особенности важно для насъ открытіе Виланда, что стробилы *Bennettitales* обоеполоы, что шишки ихъ одновременно несутъ и микро- и макроспоролистки, и при томъ въ той же послѣдовательности, какъ у всѣхъ обоеполоыхъ цвѣтвъ покрытосѣменныхъ растеній, т. е., наверху осевого органа, стеблевого происхожденія, располагаются макроспоролистки, далѣе, внизу — микроспоролистки, и, наконецъ, у основанія оси стробила или шишки находятся упрощенные вегетативные листья, образующіе цвѣточный покровъ, соотвѣтствующій простому околоцвѣтнику низшихъ цвѣтковыхъ растеній или чашечкѣ и вѣнчику высшихъ цвѣтковыхъ растеній. Структура стебля и женскихъ шишекъ *Bennettitales* извѣстны были уже давно въ ихъ основныхъ чертахъ строенія, благодаря прекраснымъ работамъ Carruthers'a, Сольмсъ-Лаубаха и Lignier. Но эти палеонтологи не знали еще, какъ именно прикрѣпляются женскія шишки *Bennettitales*, которыя они аналогизировали съ женскими шишками *Cycadaceae*, къ стеблю; они не были знакомы также съ строеніемъ и расположеніемъ мужскихъ споролистиковъ этихъ растеній, а такъ какъ аналогія проводилась, при изслѣдованіи *Bennettitales*,

между этими послѣдними и *Cycadaceae*, то, конечно, предполагалось, что у нихъ имѣются особыя мужскія соцвѣтія или собранія мужскихъ споролистиковъ, какъ у цикадовыхъ. Сольмс-Лаубахъ, изучая *Bennettitales*, нашелъ въ ископаемомъ состояніи также и микроспоры или пыльцу ихъ и описалъ эту пыльцу; въ его рукахъ были остатки, какъ онъ предполагалъ, и мужскихъ „соцвѣтій“, но въ такой плохой сохранности, что выяснить строеніе мужскихъ органовъ *Bennettitales* онъ совершенно не могъ. И, какъ я сказалъ уже выше, только въ самое послѣднее время, благодаря чрезвычайно обильному и хорошо сохранившемуся матеріалу, собранному въ Сѣверной Америкѣ, въ видѣ огромныхъ окремнѣлыхъ или пропитанныхъ солями желѣза стволовъ этихъ растеній, Виланду удалось детально изучить строеніе шишекъ *Bennettitales*, подтвердить правильность основныхъ положеній, добытыхъ относительно строенія женскихъ органовъ этихъ растеній, и впервые описать мужскіе ихъ органы, микроспоролистики или, такъ сказать, тычинки, а равно и установить, что особенно важно, обоеполость шишки *Bennettitales*. Повторяю, открытіе обоеполости шишки *Bennettitales*, несомнѣнно установленной изслѣдованіями Виланда, представляетъ фактъ колоссальной важности, ибо, во-первыхъ, всѣ голосѣмныя, какія мы только знаемъ, нынѣ живущія или ископаемыя, безусловно раздѣльнополы, тѣмъ паче столь низко организованныя голосѣмныя, какъ *Cycadaceae*, къ которымъ, по общему габитусу и отчасти по деталямъ строенія, наиболѣе близки *Bennettitales* (ср. рис. 500 съ рис. 501), и никакъ нельзя было предполагать, что *Bennettitales* — растенія съ обоеполыми органами размноженія; во-вторыхъ же, открытіе это сугубо важно потому, что въ шишкѣ *Bennettitales* мы имѣемъ такимъ образомъ хотя и весьма еще примитивный, но первобытный ископаемый весьма крупный цвѣтокъ, имѣвшій въ длину до 14 см. и въ ширину до 8 см. (см. рис. 506 и 507), прототипъ обоеполага цвѣтка покрытосѣмныхъ, который ближе всего можно сопоставить съ цвѣтами простѣйшихъ *Polycarpicae*, именно, съ цвѣтами магноліи (см. рис. 511) или *Liriodendron*'а — тюльпаннаго дерева (см. рис. 402, на стр. 408).

Вторая особенность строенія *Bennettitales*, ставящая рас-

тенія эти на болѣе высокую ступень развитія, чѣмъ *Cycadaceae* — это какъ бы переходъ отъ сѣмяпочки голосѣменнаго растенія къ сѣмяпочкѣ покрытосѣменнаго растенія.

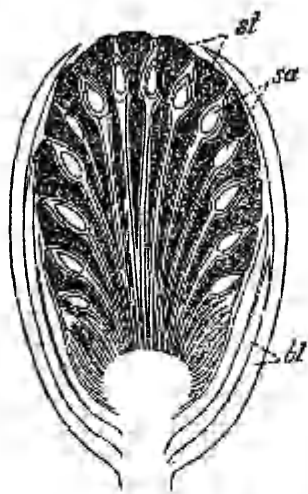


Рис. 502. Схематическій продольный разрѣзъ цвѣтка *Bennetitales*: *bl* — листья околоцвѣтника, *sa* — сѣмяпочки, *st* — безплодные кроющіе листья (по Сольмсъ-Лаубаху).

стоящей завязи и образующихъ завязь плодолистиковъ здѣсь еще нѣтъ, и въ этомъ смыслѣ *Bennetitales* не могутъ быть названы растениями покрытосѣменными; но сѣмяпочки *Bennetitales* не голыя, какъ у голосѣменныхъ вообще, у *Cycadaceae* въ частности. Тамъ, у *Cycadaceae* сѣмяпочки совершенно открыты; онѣ лишь прикрѣплены къ макроспоролистикамъ и совершенно не прикрыты никакими покровами, кромѣ собственного сильно развитого интегумента. У *Bennetitales* каждая прямая сѣмяпочка (см. рис. 502, *sa*), покрытая однимъ интегументомъ, сидитъ на концѣ особой ножки или стебелька, представляющаго, въ сущности, редуцированный макроспоролистикъ или плодолистикъ, и окружена со

всѣхъ сторонъ нѣсколькими, обычно шестью, безплодными чешуевидными листочками, расширенными на концахъ (см. рис. 502, *st* и рис. 503, *st*), такъ что сѣмяпочка является замкнутой среди этихъ безплодныхъ метаморфозированныхъ листочковъ (см. рис. 504, *st*), смыкающихся краями между собою и остающихся наверху лишь маленькое отверстие, черезъ которое просовывается окончаніе интегумента сѣмяпочки (рис.



Рис. 503. Поперечный вѣдѣ цвѣтка *Bennetitales Morierii*: *f* — плодущіе листья, *st* — безплодные листья; увел. (по Lignier).

504, *J*) съ микропиле. Поэтому невозможно назвать сѣмяпочки *Bennetitales* голыми и, сторого говоря, нельзя растенія эти считать голосѣменными. *Bennetitales* въ этомъ отношеніи стоятъ гораздо выше *Cycadales*; они уже не голосѣменные растенія, ибо сѣмяпочки ихъ одѣты со всѣхъ сто-

ронъ безплодными листьями, но они еще и не покрытосѣмныя, ибо здѣсь нѣтъ настоящей завязи и рыльца, такъ какъ сѣмяпочки окружены не плодolistиками, а безплодными листьями, и пыльца улавливается здѣсь такъ же, какъ у *Gnetales*, выростами интегумента, а не рыльцемъ, образованнымъ плодolistиками. У *Bennettitales*, слѣдовательно, голо сидитъ лишь микропиле, а сама сѣмяпочка сокрыта. Настоящій характерный примѣръ переходнаго типа между голосѣмными и покрытосѣмными, гораздо болѣе характерный, чѣмъ *Gnetales*, у которыхъ мы тоже видѣли какъ бы несовершенную зачаточную покрытосѣмность сѣмяпочекъ. И какъ у всякихъ типовъ переходныхъ, мы и у *Bennettitales*, наравнѣ съ чертами организаци, ушедшими далѣе по пути эволюці, видимъ и черты весьма примитивной организаци, примитивнѣе самого изучаемаго типа и напоминающія намъ черты организаци гораздо болѣе

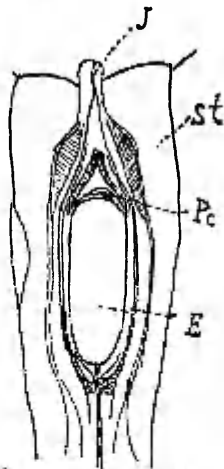


Рис. 504. Продольный шлиф сѣмяпочки *Bennettites Morieri*: E — эндоспермъ, Pc — пыльцевая камера, J — интегументъ, st — конецъ безплодныхъ кроющихъ листьевъ; увел. (по Lignier).



Рис. 505. Зародышъ сѣмени *Bennettites Gidsomanius*, увел. (по Сольмсъ-Лаубаху).

низшихъ растеній, на примѣръ, здѣсь — черты организаци папоротниковъ.

Къ высшимъ чертамъ организаци *Bennettitales* относится также строеніе ихъ сѣмянъ (см. рис. 505). Зародышъ сѣмени *Bennettitales*, съ двумя ясно развитыми сѣмядолями, построенъ совершенно по типу зародыша двудольныхъ растеній, безъ длиннаго подвѣска или суспензора, столь характернаго для растеній голосѣмныхъ.

И, наравнѣ съ этими чертами высокой организаци *Bennettitales* — крупнымъ обоеполымъ цвѣткомъ (см. рис. 502, 506, 507), состоящимъ изъ покровolistиковъ, андроеца и гинецея, сѣмяпочками, сидящими среди метаморфозированныхъ листьевъ — чешуекъ (st на рис. 502, 503, 504), а не

голо, и зародышемъ сѣмени по типу двудольныхъ растений, мы у *Bennettitales* видимъ весьма простую сосудистоволокнистую систему и нѣкоторые другіе анатомическіе признаки, сближающіе ихъ съ папоротниками, листья, по типу простѣйшихъ голосѣменныхъ — цикадовыхъ, и, самое главное, совершенно оригинальные микроспоролистки. Микроспоролистки *Bennettitales* (см. рис. 506), гомологичные тычинкамъ покрытосѣменныхъ, сидятъ на оси ихъ стробила однимъ кругомъ, надъ многочисленными, расположенными



Рис. 506. Схематическій продольный разрѣзъ черезъ амфиспорангіальный стробиль *Bennettites (Cycadoidea) dacotensis* Ward., въ половину естественной величины (по Wieland'у).

ациклически, по спирали, сильно волосистыми упрощенными листовыми органами, образующими простой ациклическій околоцвѣтникъ ихъ оригинальныхъ крупныхъ цвѣтовъ — стробиловъ (см. рис. 507). Эти микроспоролистки у основанія срослись между собою, и послѣ ихъ опаденія въ этомъ мѣстѣ на оси стробила остается кольцевой слѣдъ; сами микроспоролистки представляютъ двояко-перистыя образования, заканчивающіяся безплоднымъ листовиднымъ окончаніемъ (см. рис. 506). У *Bennettites (Cycadoidea) dacotensis* Ward., описанной и подробно изслѣдованной Виландомъ, молодые микроспоролистки въ нераспустившемся цвѣткѣ свернуты внутрь спиралью (см. рис. 507), какъ вайи папоротника; такихъ микроспоролистиковъ въ этомъ цвѣткѣ насчитывается до 18—20, и каждый изъ нихъ своей общей

формой и видомъ напоминаетъ споролистнки папоротника (см. рис. 506), а не тычинку покрытосѣмннхъ, какъ мы ее себѣ обычно представляемъ. Эти микроспоролистнки своей папоротникообразной натурой не только рѣзко отличаются отъ тычинокъ покрытосѣмннхъ растений, но и отъ микроспоролистнковъ цикадовыхъ (см. рис. 508), стоя по организации своей гораздо ниже этихъ низшихъ голосѣмннхъ, приближаясь къ папоротникамъ, да при томъ же къ папоротникамъ наиболѣе низшимъ, наиболѣе древнимъ, къ эуспорангіатнымъ папоротникамъ, а не къ лептоспорангіатнымъ, совершеннымъ папоротникамъ. Микроспорангіи на микроспоролистнкахъ *Bennettitales* расположены не одиночно, какъ у цикадовыхъ, а представляютъ синангіи, свойственные такимъ эуспорангіатнымъ папоротникамъ, каковы еще нынѣ живущія *Marattiaceae*, напрімѣръ, *Marattia*. Собранные въ синангіи микроспорангіи *Bennettitales* прикрыты, какъ у *Marattia*, жесткой плотной оболочкой, разверзающейся щелью на переднемъ своемъ концѣ, и подъ этой оболочкой, такъ же какъ и у *Marattia*, сидятъ микроспорангіи сорусами.

Marattia — это одинъ изъ древнѣйшихъ нынѣ живущихъ типовъ папоротниковъ, преобладавшихъ въ мезозоѣ и палеозоѣ, и представляетъ нынѣ какъ бы живыхъ потомковъ ископаемыхъ формъ давно и очень давно прошедшихъ временъ.

На прилагаемомъ рисункѣ (см. рис. 509) изображенъ кусокъ окаменѣлаго ствола *Cycadoidea dacotensis*, одной изъ многочисленныхъ *Bennettitales*, у которой Виландомъ изучено было детально строеніе ея обоеполюхъ шишекъ или стробиловъ. Стробилы эти расположены были въ пазу-



Рис. 507. Продольный разрѣзъ ископаемаго цвѣтка *Bennettites (Cycadoidea) dacotensis* Wagn., въ половину естественной величины. Цвѣтокъ этотъ принадлежитъ вымершему типу голосѣмннхъ — беннеттитовымъ и состоитъ изъ неопредѣленнаго количества покроволистковъ, расположенныхъ б. ч. апиклически, т. е. спирально (по Wieland'y).

хоть отмершихъ листьевъ, по формѣ цикадообразныхъ. Стробилы погружены въ наружныя ткани стеблей. Въ верхней части рисунка видны шишки этой *Bennettitales*, въ нижней части рисунка мы видимъ полныя углубленія, изъ которыхъ при помощи особаго стального цилиндра, бурава, приводимаго въ сверлящее движеніе сильно сжатымъ воздухомъ, были Виландомъ выскоблены, выбуравлены шишки *Cycadoidea*, и затѣмъ приготовленъ былъ рядъ шлифовъ, на

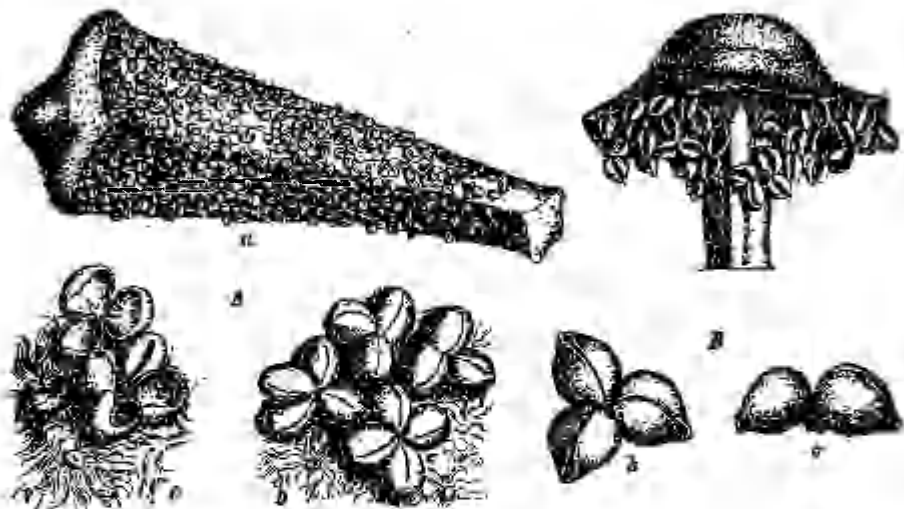


Рис. 508. Микроспороангии саговыхъ (*Cycadaceae*): А — *Cycas circinalis*, а — микроспороангий снизу, b — закрытые, c — открытые микроспороангии или пыльники; В — *Zamia integrifolia*, микроспороангий сбоку, b и c — микроспороангии или пыльники сверху и сбоку.

коихъ и изучено было детально строение этихъ оригинальныхъ цвѣтовъ, какъ оно изображено на нашихъ рисункахъ. Наружныя ткани ствола *Cycadoidea*, его такъ называемый панцырь, состоящи изъ нижнихъ частей отмершихъ листьевъ, имѣетъ толщину 4,5 см., толщина коры равна 1,3 см. Цвѣтоножка (см. рис. 507) длиною 2 см. и 1,5 см. толщиною, а длина утолщенной цвѣточной оси, имѣющей видъ конуса (см. рис. 506, 507), равна 4—4,5 см., такъ что погруженные въ наружную ткань ствола шишки *Cycadoidea* выдаются изъ этой ткани, примѣрно, на 1—2 см. Толщина осевого конуса въ самой широкой части равна 2—2,5 см., а толщина покроволистиковъ равна 2—3 мм. Таковы, приблизительно, размѣры этихъ шишекъ — цвѣтовъ *Bennettitales*.

До изслѣдованіи Виланда были главнымъ образомъ извѣстны шишки съ макроспорангіями (сѣмяпочками) (см. рис. 510) и спирально расположенные у основанія шишекъ

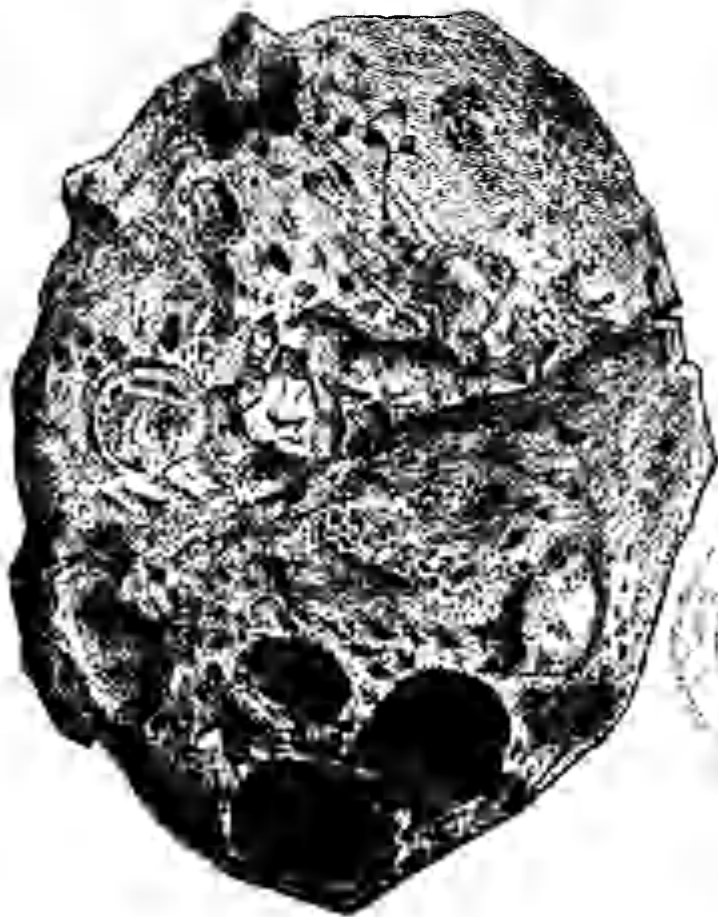


Рис. 509. *Cycadorda dactotensis*. Окаменѣлый стволъ; въ верхней половинѣ помѣщаются въ стволѣ шишки или стробилы этого растенія, въ нижней части стробилы выбуравлены (по Виланду).

покровные листья. Тогда считали, что это женскія шишки, аналогичныя до нѣкоторой степени таковымъ же женскимъ шишкамъ цикадовыхъ. Ихъ разсматривали, какъ женское соцвѣтіе, при чемъ бесплодныя чешуи, окружающія сѣмяпочки, принимались за прицвѣтныя чешуи женскихъ цвѣтовъ, низведенныхъ до одной всего голой конечной сѣмяпочки (см.

рис. 510, *s*), какъ у *Ginkgo*, плотно окруженной, однако, этими безплодными, наверху расширенными прицвѣтными чешуями (рис. 510, *st*).

Когда Виландъ открылъ у *Cycadoidea dacotensis* и *C. ingens* сидящія въ нижней части осевого конуса однимъ кругомъ, сросшіеся у основанія своего папоротникообразные микроспорофиллы, тогда толкованіе шиники *Bennettitales*, какъ женскаго соцвѣтія, сдѣлалось невозможнымъ, и оставалось предположить либо, что мы имѣемъ здѣсь дѣло съ свое-

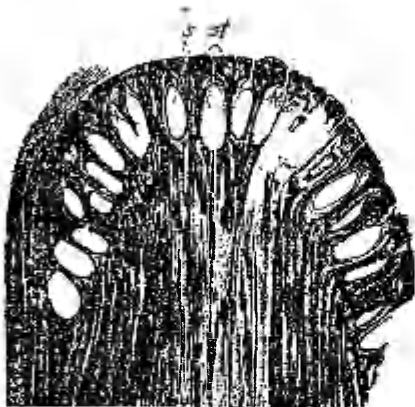


Рис. 510. Срединный продольный шлифъ женскаго цвѣтка (или соцвѣтія) *Bennettites Morierei*: *s* — сѣмяпочки, *st* — концы безплодныхъ покровныхъ листьевъ; увел. (по Lignier).

образнымъ обоеполымъ соцвѣтіемъ, морфологическое происхождение котораго весьма мало понятно, либо съ примитивнѣйшимъ обоеполымъ цвѣткомъ, состоящимъ изъ спирально расположеннаго околоцвѣтника, циклически расположеннаго андроеца и многочисленныхъ полуприкрытыхъ прямыхъ сѣмяпочекъ, спирально расположенныхъ по конусовидно - вытянутому тору. Весь стробиль этотъ, не будучи еще цвѣткомъ типичнаго покрыто-

сѣменнаго растенія, имѣетъ, однако же, большое стремленіе къ покрытосѣменному типу и ближе всего по плану своего строенія приближается къ цвѣтамъ *Magnoliaceae* (см. рис. 511). Тотъ фактъ, что до Виланда находили лишь женскіе стробилы *Bennettitales*, безъ микроспоролистиковъ, гомологичныхъ тычинкамъ цвѣтковыхъ растений, легко объясняется, по Виланду, тѣмъ обстоятельствомъ, что эти примитивные цвѣты были, по всей вѣроятности, протерандричны, и микроспоролистики ихъ скоро опадали, оставляя у основанія конусовиднаго тора стробила лишь кольцевой слѣдъ того мѣста андроеца, гдѣ происходило взаимное срастаніе микроспоролистиковъ, и только Виланду впервые удалось найти болѣе молодыя шиники этого растенія, на которыхъ сохранились и тычинки, и сѣмяпочки.

Протерандричность этихъ цвѣтовъ заставляетъ предполагать, что опыленіе ихъ было перекрестное, при помощи какихъ-нибудь примитивныхъ насѣкомыхъ мезозойской эры, посѣщавшихъ цвѣты эти, однако, не изъ-за меда. Вы помните, конечно, что въ началѣ мѣлового и въ юрскомъ періодѣ не обнаружены въ ископаемомъ состояніи насѣкомыя, сосущія медъ. Насѣкомыя, вѣроятно, посѣщали цвѣты эти либо изъ-за пыльцы, которая въ изобиліи развивалась въ крупныхъ

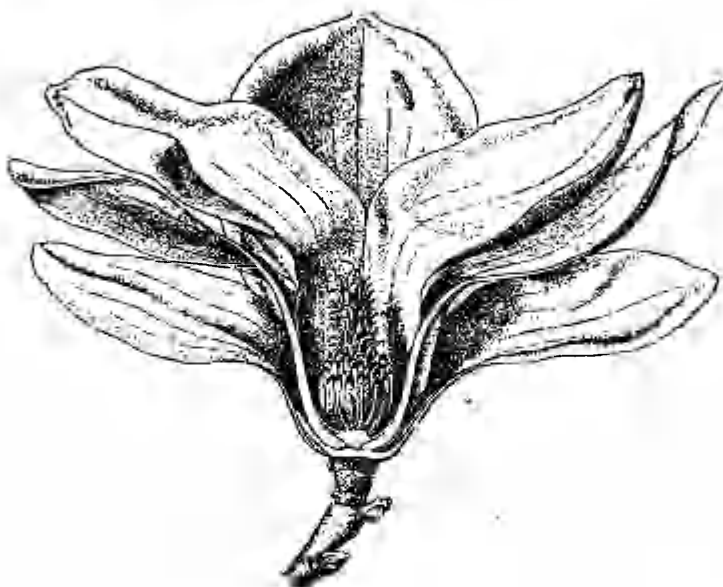


Рис. 511. Продольный разрѣзъ черезъ цвѣтокъ *Magnolia Precia* (по Веттштейну): цвѣтокъ ациклическій, съ неопредѣленнымъ количествомъ покроволистиковъ, тычинокъ и плодолистиковъ.

двойко-перисто-раздѣльныхъ папоротникообразныхъ микроспоролистикахъ этихъ цвѣтовъ, либо просто искали насѣкомыя въ цвѣтахъ этихъ защиты отъ непогоды, укромныхъ мѣстъ, гдѣ можно было бы приютиться, спрятаться. Впрочемъ, по мнѣшю Арбера и Паркина, стробилы *Bennettitales* были приспособлены къ вѣтроопыляемости, но объясненіе анемофилии шишекъ *Bennettitales* меня лично мало удовлетворяетъ.

Виландъ думаетъ, что, м. б., все же стробилы нѣкоторыхъ *Bennettitales* были и раздѣльнополы, такъ какъ часто попадаются въ ископаемомъ состояніи стробилы съ одними

сѣмяпочками, и довольно рѣдко обоеполые стробилы, описанные Виландомъ. Но самъ же онъ говоритъ, что очень возможно, что всѣ *Bennettitales* имѣли стробилы обоеполые, а женскіе стробилы — уже отцвѣтшіе, потерявшіе послѣ опыленія свой андроцей. За такое предположеніе говоритъ и тотъ фактъ, что въ большинствѣ случаевъ мы въ такихъ женскихъ стробилахъ находимъ сѣмяпочки б. и. м. созрѣвшія. Впрочемъ, Scott наблюдалъ у *Cycadoidea Wielandi* и молодыя сѣмяпочки съ еще не образовавшимся зародышемъ, а съ проэмбрионами. Во всякомъ случаѣ, созрѣваніе сѣмени происходило у *Bennettitales* на самомъ растеніи, и зародышъ при этомъ поглощалъ въ концѣ концовъ эндоспермъ цѣликомъ, такъ что зрѣлая сѣмена *Bennettitales* не только проявляютъ высокую степень развитія своими двумя устроенными по типу двудольныхъ растений сѣмядолями, но и тѣмъ, что сѣмена эти безбѣлковые. А безбѣлковая сѣмена, безъ сомнѣнія, типъ болѣе совершенный, чѣмъ сѣмена съ эндоспермомъ и маленькимъ неразвитымъ зародышемъ.

Итакъ, мы видимъ, что *Bennettitales*, дѣйствительно, въ особенности послѣ изслѣдованій Виланда, представляютъ замѣчательныя ископаемыя растенія, которыя можно разсматривать, какъ прототипъ растений цвѣтковыхъ, какъ простѣйшія цвѣтковыя растенія, переходныя отъ голосѣменныхъ къ покрытосѣменнымъ, которыя могли дать начало отдѣлу *Polycarpicae* покрытосѣменныхъ растений.

Какъ произошелъ цвѣтокъ *Polycarpicae* изъ стробила или шишки *Bennettitales*, объ этомъ я скажу вамъ на слѣдующей лекціи, на которой изложу весьма интересную теорію Арбера и Паркина происхожденія цвѣтка покрытосѣменныхъ растений.

Лекція двадцать третья.

Теорія Арбера и Паркина происхожденія цвѣтка покрытосѣменныхъ или антофит- ныхъ растеній.

Въ одной изъ предыдущихъ лекцій я изложилъ вамъ теорію Веттштейна происхожденія цвѣтка и цвѣтковыхъ покрытосѣменныхъ растеній изъ высшихъ голосѣменныхъ типа *Ephedra* черезъ *Casuarinaceae* и простѣйшія однопокровныя растенія — *Monochlamydeae*. Вы помните, конечно, что при всеѣ остроуміи и логической послѣдовательности ученія Веттштейна, теорія его насъ мало удовлетворила, и самый слабый пунктъ ея, Ахиллесова пята этой теоріи, заключается въ томъ, что Веттштейнъ ищетъ родоначальные типы современныхъ покрытосѣменныхъ растеній въ современныхъ же типахъ голосѣменныхъ, именно, среди самыхъ высшихъ голосѣменныхъ, и рассматриваетъ цвѣтокъ простѣйшихъ *Monochlamydeae*, какъ происшедшій изъ соцвѣтія высшихъ голосѣменныхъ растеній. Діаметрально-противоположную Веттштейну теорію происхожденія цвѣтка и покрытосѣменныхъ растеній предложили недавно, лѣтъ семь назадъ, въ 1907 г., Арберъ и Паркинъ. Они ищутъ родоначальные типы современныхъ покрытосѣменныхъ растеній не среди высшихъ, а среди низшихъ голосѣменныхъ, не среди нынѣ живущихъ ихъ типовъ, а среди типовъ, давно уже вымершихъ. Таковыми исходными типами современныхъ цвѣтковыхъ растеній являются, по Арберу и Паркину, *Bennettitales* мезозойской эры; они, эти *Bennettitales*, уже въ тѣ

отдаленныя отъ насъ времена имѣли органы размноженія, которые можно считать за прототипъ современнаго цвѣтка, отнюдь не происшедшаго изъ соцвѣтія высшихъ голосѣменныхъ, а происшедшаго изъ проантостробила *Bennettitales* черезъ типъ цвѣтка современныхъ *Polycarpicae*, которыя и разсматриваются Арберомъ и Паркиномъ, какъ родоначальныя формы всѣхъ покрытосѣменныхъ растеній — и высшихъ болѣе сложныхъ однодольныхъ и двудольныхъ покрытосѣменныхъ, и низшихъ *Monochlamydeae*, развившихся изъ типа *Polycarpicae* и его производныхъ путемъ упрощенія, регрессивнаго метаморфоза. Что *Bennettitales* могутъ быть разсматриваемы съ филогенетической точки зрѣнія, какъ исходныя родоначальныя формы современныхъ покрытосѣменныхъ — эта мысль въ сущности не нова, но Арберъ и Паркинъ развили и обработали мысль эту въ стройную и послѣдовательную теорію. Еще Сапорта и Маріонъ болѣе $\frac{1}{4}$ столѣтія назадъ, въ 1885 году, въ своемъ знаменитомъ сочиненіи „L'Évolution du Règne végétal“ описывали подъ именемъ „проангіоспермовъ“ особую группу гипотетическихъ вымершихъ растительныхъ формъ, родоначальниковъ современныхъ однодольныхъ и двудольныхъ растеній. Въ эту гипотетическую группу „проангіоспермовъ“ Сапорта и Маріонъ относили и *Williamsonia* (см. рис. 500, на стр. 512), которая нынѣ причисляется къ классу *Bennettitales*. Изъ современныхъ ботаниковъ особенно Галлье настойчиво проводитъ мысль, что простѣйшими покрытосѣменными растеніями являются *Polycarpicae*, а послѣднія филогенетически могутъ быть выведены изъ *Bennettitales*. Но хотя основная мысль эта приходила независимо другъ отъ друга и морфологамъ, и палеонтологамъ, однако, какъ совершенно справедливо замѣчаютъ Арберъ и Паркинъ, морфологи главнымъ образомъ основывали свои разсужденія на сравненіи морфологическихъ особенностей среди современныхъ типовъ цвѣтковыхъ растеній, пренебрегая доказательствами фитопаалеонтологін; палеонтологи же, занимаясь своей спеціальностью, не пришли, повидимому, къ ясному представленію, какіе именно признаки современныхъ покрытосѣменныхъ надо разсматривать, какъ первоначальныя, исходныя. До Арбера и Паркина никто изъ ботаниковъ, въ сущности, и не ставилъ себѣ общей задачи во всей ея пол-

нотѣ — выясненіе исторіи развитія цвѣтка, какъ такового. Что такое собственно цвѣтокъ высшихъ растений, и какъ онъ произошелъ, вотъ та общая задача, которую поставили себѣ Арберъ и Паркинъ въ своемъ интересномъ сочиненіи „Der Ursprung der Angiospermen“, появившемся впервые на англійскомъ языкѣ, въ 1907 году, и переведенномъ въ 1908 году на нѣмецкій языкъ (въ Oesterr. Bot. Zeitschrift. LVIII. № 3—5).

Основу ученія Арбера и Паркина о природѣ типичнаго цвѣтка покрытосѣменныхъ растений составляетъ предположеніе, что цвѣтокъ въ своихъ основныхъ чертахъ есть, въ сущности, шишка или стробиль, и при томъ именно шишка обоеполая или амфиспорангіальная, какъ выражаются эти авторы; и они рассматриваютъ простѣйшіе раздѣльнополые цвѣты, до безлепестныхъ однопокровныхъ или безпокровныхъ цвѣтовъ включительно, какъ происшедшіе изъ такой амфиспорангіальной шишки путемъ редуцціи. Терминъ „цвѣтокъ“ употребляется различными авторами въ самыхъ различныхъ смыслахъ. Но, по мнѣнію Арбера и Паркина, и въ этомъ я лично вполне съ ними согласенъ, терминъ „цвѣтокъ“ слѣдуетъ ограничить лишь по отношенію къ соотвѣтствующимъ органамъ покрытосѣменныхъ растений. Лишь покрытосѣменные растенія являются, дѣйствительно, растеніями цвѣтковыми, антофитными, образующими и соотвѣтствующій органъ — цвѣтокъ; голосѣменные, въ сущности, ни цвѣтовъ, ни соцвѣтій не образуютъ и не должны быть относимы къ цвѣтковымъ растеніямъ; ихъ органы размноженія можно назвать шишками или стробилами, но не цвѣтами или соцвѣтіями, и голосѣменные, какъ я вамъ излагалъ уже въ началѣ этого курса, не должны быть относимы къ антофитнымъ, цвѣтковымъ растеніямъ; это высшіе типы архегоніатныхъ растений, а не цвѣтковые растенія; ту же, въ сущности, мысль проводятъ и Арберъ съ Паркиномъ. По ихъ мнѣнію, существенной особенностью обоеполаго или женскаго цвѣтка является улавливаніе пыльцы не сѣмяпочкой (какъ у голосѣменныхъ), а однимъ или многими плодолистами, и они рассматриваютъ такіе цвѣты, какъ типичные, которые имѣютъ околоцвѣтникъ, микро- и макроспоролистки.

По мнѣнію Арбера и Паркина, цвѣтокъ есть

особая специальная форма шишки или стробила, свойственная покрытосѣменнымъ растениямъ и нѣкоторымъ ископаемымъ или гипотетическимъ растениямъ мезозойской эры. Такой стробиль они называютъ антостробиломъ. Антостробиль гипотетическихъ мезозойскихъ предковъ покрытосѣменныхъ растений и ихъ ближайшихъ родственниковъ той же эры — *Bennettitales* отличается отъ цвѣтка настоящихъ цвѣтковыхъ растений (покрытосѣменныхъ) нѣкоторыми лишь незначительными деталями, а именно, непосредствен-

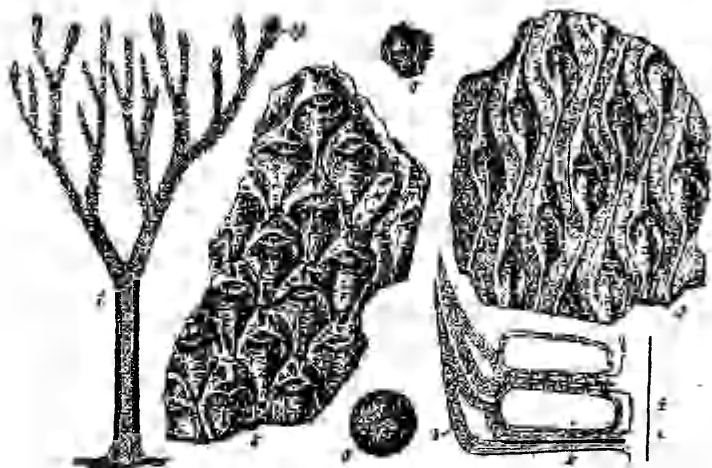


Рис. 512. *Lepidodendraceae*. Фиг. 1 — реставрація растения съ плодущими колосками (*sp*), сильно уменьшено. Фиг. 2. — *Lepidodendron Volkmanianum*, кусокъ поверхности стебля съ листовыми рубцами, уменьш. Фиг. 3 — *L. Veltheimii*, кусокъ поверхности стебля съ листовыми рубцами, уменьшено. Фиг. 4 — шлифъ двухъ споролистиковъ (*b*) *Lepidostrobus*, съ спорангиями (*s*), увелич. (по Гукеру). Фиг. 5 — макроспора, фиг. 6 — микроспоры *Lepidostrobus*, увелич. (по Шимперу).

нымъ опылениемъ самихъ сѣмяпочекъ, причемъ плодолистки еще не принимаютъ участія въ процессъ улавливанія пыльца. Такие антостробилы Арберъ и Паркинъ называютъ проантостробилами; настояще же цвѣты, у которыхъ пыльца воспринимается плодолисками, можно, по ихъ мнѣнью, назвать эуантостробилами, какъ видно изъ слѣдующаго сопоставленія:

Антостробилы	{	Проантостробиль мезозойскихъ предковъ покрытосѣменныхъ растений и <i>Bennettitaceae</i> .
		Эуантостробиль (цвѣтокъ нынѣ живущихъ покрытосѣменныхъ растений).

Шишкообразное или стробилообразное плодоношение

представляетъ, въ сущности, весьма древній типъ плодоношенія, который былъ свойственъ многимъ и гораздо болѣе низко организованнымъ растеніямъ древнѣйшихъ эпохъ. Различные иные типы шишекъ встрѣчались у растений, жившихъ въ геологическіе періоды гораздо болѣе ранніе, чѣмъ тѣ періоды, въ теченіе которыхъ впервые появились антостробильныя формы. Антостробиль есть совершенно особая форма шишки, появившаяся, по всей вѣроятности, какъ новообразованіе, въ позднѣйшія геологическія эпохи. Отъ всѣхъ остальныхъ формъ шишекъ антостробиль отличается тѣмъ, что онъ, въ типѣ, амфиспорангіаленъ, т. е. обоеполюй; что макроспоролистки въ такой шишкѣ постоянно сидятъ на оси ея выше микроспоролистиковъ, т. е. ближе къ вершинѣ оси; что у основанія шишки этой, ниже собранія спорофилловъ, имѣется особый періантъ, т. е. собраніе бесплодныхъ верхушечныхъ листьевъ, образующихъ цвѣточный покровъ и предназначенныхъ, частью или всецѣло, для охраненія сидящихъ выше споролистиковъ отъ внѣшнихъ неблагопріятныхъ условий. Иными словами, защита микро- и макроспоролистиковъ отъ внѣшнихъ неблагопріятныхъ условий, выполняемая у многихъ папоротникообразныхъ и голосѣменныхъ растений самими спорофиллами, локализована у антостробила въ особыхъ бесплодныхъ верхушечныхъ листьяхъ, собранныхъ у основанія такой плодущей шишки. Чтобы яснѣе подчеркнуть разницу между антостробиломъ и болѣе древними формами плодущихъ шишекъ, Арберъ и Паркинъ сравниваютъ разноспоровую шишку *Lepidodendron Hibbertianus* Виппеу, одного изъ весьма древнихъ ископаемыхъ плауновыхъ (ср. рис. 512), найденнаго въ нижне-каменноугольныхъ отложеніяхъ Шотландіи, съ антостробиломъ:

	<i>L. Hibbertianus</i> Випп.	Антостробиль
Удлиненная ось шишки	цилиндрическая	б. и. м. конусовидная
Положеніе макроспоролистиковъ	подъ микроспоролистами (базально)	надъ микроспоролистами (апикально)
Органы защиты шишки	дистальныя окончанія самихъ макро- и микроспоролистиковъ	особые бесплодные верхушечные листья, собранные у основанія конуса подъ микро- и макроспоролистами

Установивъ такимъ образомъ прототипъ цвѣтка покрытосѣменныхъ растений или, какъ выражаются сами авторы, стробильную теорію органовъ размноженія покрытосѣменныхъ (*Die Strobilus-Theorie der Angiospermen-Fructifikation*), Арберъ и Паркинъ переходятъ къ изложенію и критикѣ теоріи Энглера происхожденія цвѣтка покрытосѣменныхъ. По Энглеру, простѣйшій типъ цвѣтка покрытосѣменныхъ или ихъ прототипъ надо искать среди раздѣльнополыхъ безлепестныхъ или однопокровныхъ растений; но Арберъ и Паркинъ считаютъ, что цвѣты однопокровныхъ раздѣльнополыхъ растений не являются прототипами цвѣтовъ покрытосѣменныхъ растений, а, наоборотъ, представляютъ формы производныя, цвѣтокъ которыхъ получился изъ амфиспорангіальной, снабженной періантомъ шишки путемъ редукціи. По мнѣнію Арбера и Паркина, теорія Энглера, раздѣляемая многими современными систематиками, имѣетъ, однако, три слабыхъ пункта, противъ которыхъ можно возражать. Во-первыхъ, принимая теорію Энглера, мы должны тогда допустить, что періантъ или покровъ цвѣтовъ есть органъ новый, возникшій *sui generis*. Во-вторыхъ, принимая теорію Энглера, мы должны допустить, что простѣйшими формами цвѣтковыхъ растений являются *Piperales*, *Amentiferae* и *Pandanales*, а между тѣмъ ихъ крайне примитивно-организованные цвѣты обычно собраны въ очень сложныя и ясно отграниченныя соцвѣтія, что говоритъ противъ примитивности этихъ растений. Въ-третьихъ, принимая теорію Энглера и развивая ее дальше съ филогенетической точки зрѣнія, мы не можемъ связать простѣйшія однопокровныя цвѣтковыя растения съ какими-либо вымершими типами ископаемыхъ голосѣменныхъ растений; данныя морфологіи и палеонтологіи какъ бы не вяжутся другъ съ другомъ при принятіи въ основѣ филогенетическихъ построеній теоріи Энглера.

Арберъ и Паркинъ разбираютъ вкратцѣ *Piperales*, *Amentiferae*, *Salicaceae*, *Casuarina*, *Fagales*, *Pandanales*, *Araceae* и доказываютъ, что признаки строенія ихъ цвѣтовъ, принимаемые Энглеромъ и его послѣдователями за признаки первоначальныя, примитивныя, могутъ съ такимъ же правомъ считаться и признаками упрощенія цвѣтка, путемъ редукціи. Въ концѣ концовъ Арберъ и Паркинъ вы-

сказываются въ томъ смыслѣ, что какъ теорія Энглера, такъ и діаметрально-противоположная ей ихъ собственная стробильная теорія представляютъ не что иное, какъ рабочія гипотезы, справедливость коихъ можетъ быть доказана лишь б. и. м. приложеніемъ ихъ къ имѣющемуся фактическому матеріалу. Арберъ и Паркинъ говорятъ, что теорія Энглера, раздѣляемая большинствомъ современныхъ морфологовъ и систематиковъ, имѣетъ большое преимущество передъ предлагаемой ими самими стробильной теоріей, благодаря своей простотѣ. Принимая воззрѣнія Энглера и большинства современныхъ систематиковъ, мы начинаемъ разсмотрѣніе покрытосѣменныхъ растений съ формъ простѣйшихъ и весьма постепенно восходимъ къ такимъ растительнымъ типамъ, цвѣты которыхъ имѣютъ двойной околоцвѣтникъ (чашечку и вѣнчикъ) и амфиспорангіальное или, иначе говоря, обоеполое строеніе, т. е., у которыхъ ясно выражены и андроцей, и гинецей. Но при всей простотѣ теоріи Энглера мы не можемъ отдать себѣ отчета, какъ же возникли простѣйшіе цвѣты *Monochlamydeae*, и съ какими ископаемыми типами связаны филогенетически эти послѣдніе.

Наоборотъ, стробильная теорія Арбера и Паркина весьма удобно связываетъ простѣйшія цвѣтковые растенія, каковыми, по Арберу и Паркину, являются *Polycarpicae*, съ огромной вымершей нынѣ группой ископаемыхъ голосѣменныхъ мезозойской эры, именно, съ *Bennettitales*, а раздѣльнополые цвѣты *Monochlamydeae* филогенетически выводятся ею изъ амфиспорангіальнаго стробила, снабженнаго ясно развитымъ перлантомъ (околоцвѣтникомъ), путемъ редуціи.

Арберъ и Паркинъ пытаются построить схему первобытнаго цвѣтка (Urform) тѣхъ растений, которыя геологически предшествовали современнымъ покрытосѣменнымъ растеніямъ. При этомъ они, однако, оговариваются, что, конечно, не надо допускать, что когда либо въ дѣйствительности существовалъ на земномъ шарѣ такой во всѣхъ отношеніяхъ первобытный цвѣтокъ, какъ они его изображаютъ на своемъ рисункѣ (см. рис. 513), представляющемъ гипотетичный прототипъ цвѣтка покрытосѣменныхъ растений. „Этотъ стробиль, говорятъ Арберъ и Паркинъ въ подписи подъ своимъ рисункомъ, представляетъ безусловно теоретическое

лишь построение и, по всей вѣроятности, никогда, какъ таковой, во всей его простотѣ, и не существовалъ“. Но среди нынѣ живущихъ покрытосѣменныхъ растений мы можемъ найти немало простѣйшихъ формъ, которыя тѣми или иными признаками приближаются къ этому гипотетическому прототипу цвѣтка покрытосѣменныхъ растений.

Такой гипотетическій прототипъ цвѣтка покрытосѣменныхъ растений (см. рис. 513) долженъ былъ, по Арберу и Паркину, имѣть большой удлиненный коническій торъ, на вершинѣ котораго собраны

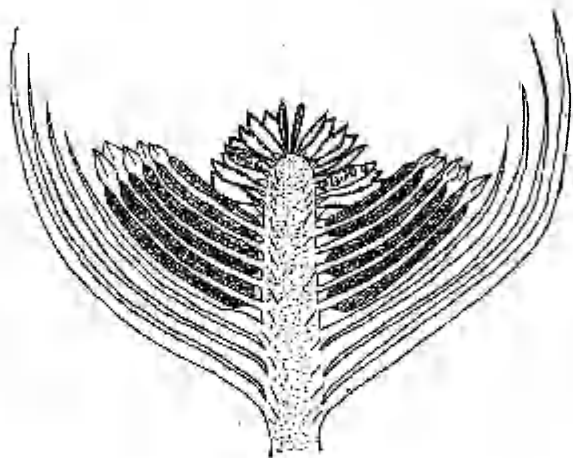


Рис. 513. Гипотетическій прототипъ цвѣтка покрытосѣменныхъ растений — антостробиль (по Арберу и Паркину).

макроспоролистики, а ниже микроспоролистики. У основанія этого коническаго тора должны были сидѣть бесплодные листовидные органы, образовывавшіе примитивный періантъ или околоцвѣтникъ такого гипотетическаго прототипнаго цвѣтка. Періантъ этотъ долженъ былъ быть настолько развитъ, что онъ до цвѣтенія могъ закрывать своими листовидными органами весь торъ съ макро- и микроспоролистиками, представляя органъ ихъ защиты, а во время цвѣтенія могъ играть косвенную роль при перекрестномъ опыленіи, дѣлая гипотетическій цвѣтокъ этотъ болѣе виднымъ и привлекая къ нему хотя бы простѣйшихъ насѣкомыхъ, обезпечивавшихъ перенесение пыльцы (микроспоръ) съ одного цвѣтка на другой. Всѣ органы, сидяще на конусѣ такого стробила, должны были быть значительной величины, въ не-

опредѣленномъ и при томъ большомъ количествѣ и расположены на конусѣ ациклически, по спирали; самый же конусъ стробила этого сидѣлъ на растеніи единично, либо завершая главную ось всего растенія, значить, терминально, либо завершая боковыя оси растенія, т. е. аксиллярно.

Гинецей такого прототипнаго цвѣтка долженъ былъ состоять изъ неопредѣленнаго количества плодолистиковъ, которые образовывали апокарпныя одночленные завязи, каждая со многими сѣмяпочками, расположенными на краевомъ сѣменосцѣ (на маргинальной плацентѣ). Столбикъ развитъ еще не былъ, рыльце же было б. и. м. сосредоточено на концахъ плодолистиковъ и, вѣроятно, клейкое, или плодолистики могли быть у вершины своей слегка открыты, какъ это мы видимъ, на примѣръ, и въ современныхъ растеніяхъ изъ рода резеды — *Reseda* (см. рис. 514). Сѣмяпочки должны были быть прямыя (ортотропныя) съ двумя интегументами. Плодолистики при созрѣваніи сѣмянъ растрескивались по брюшному шву, и сѣмена либо просто высыпались изъ такихъ сухихъ растрескивающихся плодовъ, либо выдувались изъ нихъ вѣтромъ. Зародышъ сѣмени развивался вскорѣ послѣ оплодотворенія и готовъ былъ къ прорастанію; онъ долженъ былъ имѣть двѣ надземныя сѣмядоли.



Рис. 514. Продольный разрѣзъ цвѣтка резеды — *Reseda lutea*: d — дискъ (по Baillon).

Андроцей гипотетичнаго цвѣтка этого состоялъ, по представленію Арбера и Паркина, изъ неопредѣленнаго количества пылцелистиковъ, съ длинными пыльниками, короткой нитью и слегка расширеннымъ надъ пыльниками листовиднымъ связникомъ.

Цвѣточный покровъ или періантъ долженъ былъ состоять изъ многочисленныхъ спирально-расположенныхъ листовыхъ органовъ, которые либо всѣ были одинаковы по своей формѣ, окраскѣ и т. д., либо были слабо дифференцированы на наружный чашечковидный и внутренній вѣнчико-видный околоцвѣтникъ, при чемъ послѣдній, иначе окрашенный, могъ играть не только роль защитнаго органа, но и роль органа, привлекающаго насѣкомыхъ.

Опыленіе было уже энтомофильное, при помощи наѣкомыхъ, ибо пыльца въ этихъ простѣйшихъ цвѣтахъ попадала на плодолистики (на рыльце), а не прямо на сѣмяпочки, какъ у голосѣменныхъ растений.

Такимъ образомъ представляютъ себѣ Арберъ и Паркинъ строеніе простѣйшаго гипотетическаго цвѣтка, изъ котораго путемъ дальнѣйшаго метаморфоза могли возникнуть всѣ разнообразныя какъ сложно, такъ и упрощенно построенныя цвѣты однодольныхъ и двудольныхъ растений. Полипеталію, гипогинію и апокарпію современныхъ цвѣтовъ разсматриваютъ Арберъ и Паркинъ, какъ признаки примитивныя, сохранившіеся по наслѣдству еще до нынѣ у многихъ цвѣтовъ, б. и. м. приближающихся къ гипотетическому типу первобытнаго цвѣтка давно прошедшихъ временъ. Явленія срастанія или смѣщенія органовъ, явленія сокращенія числа этихъ органовъ до небольшого и вполне опредѣленнаго количества (тройной, пятерной типъ цвѣтка и т. д.) — это признаки дальнѣйшаго метаморфоза предполагаемаго примитивнаго типа цвѣтка; такіе цвѣты не только по строенію представляютъ типы болѣе сложные, производные, но и по времени должны были появиться геологически позднѣе вышеописаннаго простѣйшаго цвѣтка покрытосѣменныхъ растений.

Вполнѣ естественно, что въ полной своей примитивности вышеописанный гипотетическій прототипъ цвѣтка не только нынѣ нигдѣ не встрѣчается, но не былъ находимъ, какъ таковой, и въ геологическихъ отложеніяхъ, равно какъ и едва ли, какъ сказано выше, когда-либо существовалъ, какъ таковой.

Такъ какъ еслибы дѣйствительно удалось намъ найти когда-либо, хотя бы въ ископаемомъ состояніи, такой цвѣтокъ, совершенно похожій на вышеописанный арберовскій прототипъ цвѣтка, то мы натолкнулись бы на явленіе, нарушающее общій законъ развитія организмовъ, о которомъ мы не разъ уже упоминали на нашихъ лекціяхъ, и по каковому корреспондирующія стадіи развитія и дифференцированія различныхъ органовъ одного и того же растительнаго типа не совпадаютъ между собою во времени — одни органы развиваются раньше, опережаютъ весь типъ въ его развитіи,

другіе органы, наоборотъ, отстаютъ въ своемъ развитіи отъ первыхъ или отъ развитія всего растенія.

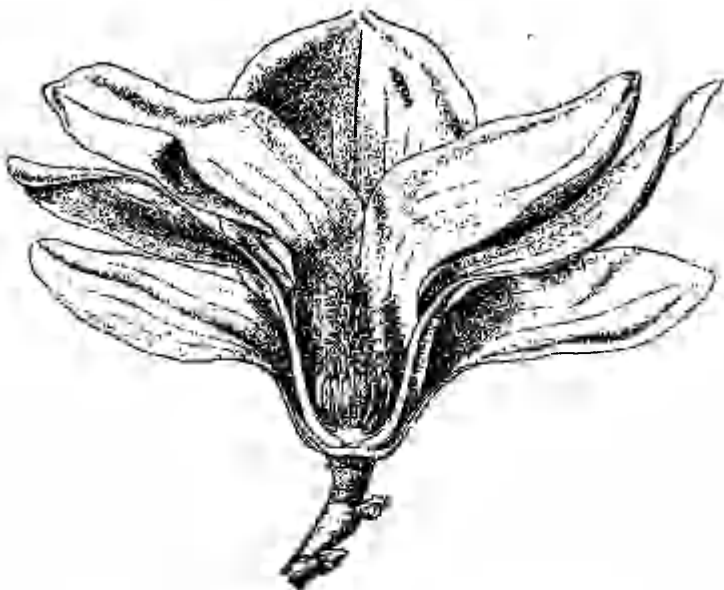


Рис. 515. Продольный разрѣзъ черезъ цвѣтокъ *Magnolia Precia*: цвѣтокъ ациклическій съ неопредѣленнымъ количествомъ покроволистиковъ, тычинокъ и плодолистиковъ (по Веттштейну).

Но не имѣя надежды найти когда-либо такой прототипный цвѣтокъ во всей его первобытной простотѣ ни среди формъ, нынѣ живущихъ, ни среди ископаемыхъ растеній, мы, однако же, и среди нынѣ живущихъ растеній, и среди формъ ископаемыхъ находимъ типы, по организаціи цвѣтовъ своихъ б. и. м. приближающіеся къ вышеописанному арберовскому прототипу. И такія приближающіеся къ этому прототипу формы мы встрѣчаемъ какъ разъ не среди *Monochlamydeae*, которыя Энглеромъ, Веттштейномъ и др. систематиками ставятся въ самомъ началѣ ихъ естественныхъ филогенетическихъ системъ, а среди *Polycar-*



Рис. 516. Продольный разрѣзъ цвѣтка лютика — *Ranunculus sceleratus* (по Baillon), какъ примѣръ цвѣтка съ сильно выпуклымъ цвѣтоложемъ и съ неопредѣленнымъ количествомъ спирально - расположенныхъ органовъ цвѣтка.

рисае и филогенетически съ ними близкихъ порядковъ покрытосѣменныхъ растений.

Какъ вы припомните изъ предыдущихъ лекции, какъ разъ *Magnoliaceae* (см. рис. 515), *Vanunculaceae* (см. рис. 516), *Nyphaeae-*



Рис. 517. Цвѣтокъ *Victoria regia* Lindl. въ четверть естественной величины, изъ сем. нимфейныхъ, какъ представитель группы *Polycarpicae* или *Ranales*, принимаемой Галлею, Арберомъ, Паркиномъ и др. за примитивный типъ покрытосѣменныхъ растений; цвѣты ихъ отличаются неопредѣленнымъ количествомъ покроволистиковъ, тычинокъ и плодолистиковъ и спиральнымъ (ациклическимъ) расположениемъ ихъ (по Caspary).

сеае (см. рис. 517) по строению цвѣтовъ своихъ весьма близки къ гипотетическому прототипу цвѣтка Арбера и Паркина. Кромѣ цвѣтовъ этихъ трехъ семействъ, Арберъ и Паркинъ описываютъ еще вкратцѣ *Calycanthaceae* (см. рис. 415, на стр. 421) — изъ двудольныхъ, *Alismataceae* (см. рис. 518), *Rutaceae* (см. рис. 519) и *Palmaceae* — изъ однодольныхъ растений, которыя по своему строению болѣе или менѣе сближаются съ гипотетическими прототипами всѣхъ цвѣтковыхъ растений;

а изъ типовъ ископаемыхъ наиболее близки къ гипотетическому прототипу Арбера и Паркина — *Bennettitales*. Я надѣюсь, мнѣ нѣтъ надобности возстановлять въ памяти вашей устройство цвѣтовъ, на примѣръ, *Magnoliaceae* (см. рис. 515) или *Nymphaeaceae* (см. рис. 517), сближающее цвѣты эти съ вышеописаннымъ прототипомъ цвѣтковыхъ растений. Нѣтъ также надобности снова возвращаться намъ къ детальному описанію стробила *Bennettitales*. Одинъ взглядъ на прилагаемые рисунки продольныхъ разрѣзовъ стробила *Bennettites* (*Cycadoidea*) *dacotensis* Ward. (см. рис. 520 и 521) и сравненіе рисунковъ этихъ съ схемой гипотетичнаго прототипа цвѣтка или стробила покрыто-

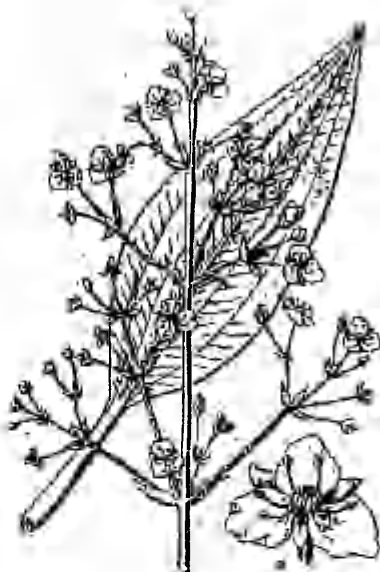


Рис. 518. *Alisma Plantago* L.: соцвѣтіе и листь, а — отдѣльный цвѣтокъ.



Рис. 519. *Butomus umbellatus* L.: 1 — соцвѣтіе, 2 — листь, 3 — плодъ, 4 — діаграмма цвѣтка.

сѣменныхъ растений (см. рис. 513) достаточно, чтобы возобновить у васъ въ памяти существенныя черты строенія шишки *Bennettitales* и убѣдить васъ, что въ планѣ, въ основѣ построения стробилы *Bennettitales* и антостробилы гипотетическихъ предковъ покрытосѣменныхъ растений вполне гомо-



Рис. 520. Продольный разрѣзъ ископаемаго цвѣтка *Bennettites dacotensis* W agd., въ половину естественной величины. Цвѣтокъ этотъ принадлежитъ вымершему типу голосѣменныхъ — беннетитовыхъ и состоитъ изъ неопредѣленнаго количества покроволистиковъ, расположенныхъ б. ч. ациклически, т. е. спирально (по Wieland'у).

логичны между собою, и, слѣдовательно, филогенетическая связь покрытосѣменныхъ растений и *Bennettitales* довольно убѣдительно и вполне допустима. Конечно, между антостробиломъ арберовскаго прототипа покрытосѣменныхъ и стробиломъ *Bennettitales* въ деталяхъ существуютъ еще значительныя различія.

Такъ, напримѣръ, въ шишкѣ *Bennettitales* микроспоролистики, какъ вы помните, конечно, имѣютъ еще ясно выраженную структуру вайеобразныхъ споролистиковъ папоротниковъ (см. рис. 521), тогда какъ микроспоролистики гипотетичнаго прототипа покрытосѣменныхъ представлены у Арбера и Паркина въ видѣ настоящихъ тычинокъ, съ короткой нитью, сильно удлиненными пыльцевыми мѣшками и листообразнымъ связникомъ на концѣ. Но морфологическое про-

исхождение тычинки изъ папоротникообразнаго споролистика вполне понятно. Мы имѣемъ среди голосѣменныхъ классическіе примѣры перехода папоротникообразнаго микроспоролистика съ расположенными сорусами на нижней (спинной) сторонѣ его многочисленными микроспорангіями (или пыльцевыми мѣшками) у *Cycas revoluta* (см. рис. 522) къ вполне ясно развитой тычинкѣ хвойныхъ съ нитью, пыльниками и связникомъ (см. рис. 523; ср. также рис. 508, на стр. 520).

Гораздо большая разница между *Bennettitales* и гипотетичнымъ прототипомъ покрытосѣменныхъ растеній заключа-ется въ сферѣ женскихъ органовъ стробиловъ тѣхъ и дру-гихъ растеній. У прототипа покрытосѣменныхъ мы видимъ гинецей, состоящій изъ многочисленныхъ апокарпныхъ пло-долистиковъ, по одиночкѣ срастающихся своими краями, по брюшному шву, въ одногнѣздныя многосѣменные завязи. Гинецей здѣсь изображенъ у Арбера и Паркина вполне по типу покрытосѣменныхъ растеній, хотя и апокарпный. У



Рис. 521. Схематическій продольный разрѣзъ черезъ амфиспорангіальный стробиль *Bennettites (Cycadoides) dacotensis* Ward., въ половину есте-ственной величины (по Wieland'y).

Bennettitales строеніе женскихъ органовъ настолько своеоб-разно, что непосредственно отъ нихъ произвести гинецей арберовскаго прототипа не возможно, а женская часть конуса стробила *Bennettitales* нерѣдко принималась даже мно-гими ботаниками не за часть цвѣтка, а за цѣлое женское соцвѣтіе.

Открытіе Виландомъ обоеполыхъ шишекъ у нѣкото-рыхъ *Bennettitales*, мнѣ кажется, должно было положить пре-дѣлъ разсматриванію органовъ плодоношенія *Bennettitales*, какъ соцвѣтія, и хотя нѣкоторые ботаники продолжаютъ и до сихъ поръ настаивать, что шишка *Bennettitales* есть со-цвѣтіе, по ихъ мнѣнію, соцвѣтіе весьма сложное — обоепо-лое, но мнѣ лично такое толкованіе кажется такимъ же на-тянутымъ, какъ признаше шишки хвойныхъ, напримѣръ,

соцвѣтіемъ, и я вполне присоединяюсь къ Арберу и Паркину, доказывающимъ, что шишка *Bennettitales* есть ан-



Рис. 522. *Cycas revoluta*: а — микро-споролистикъ въ естественную величину, видъ съ нижней стороны; б — четыре микроспorangія или пыльника, закрытые, образуютъ сорусъ; в — открытые микроспorangія; д — микроспора или пыльцевое зерно (по Richard'y).

тостробиль, т. е., иначе говоря, примитивнѣйшій цвѣтокъ съ періантомъ, андроцеумъ и гинецеумъ.

Но гинецей *Bennettitales*, какъ вы помните, построенъ совершенно иначе. Здѣсь сѣмяпочки не заключены въ завязи, но и не голыя. Пыльца воспринимается у *Bennettitales* разросшимся интегументомъ сѣмяпочки, попадаетъ прямо на микропиле, и ни столбика, ни рыльца у *Bennettitales* еще нѣтъ; въ этомъ смыслѣ *Bennettitales* еще растенія голосѣменные. Но съ другой стороны, сѣмяпочка *Bennettitales* не голая, а со всѣхъ сторонъ окру-

жена нѣсколькими бесплодными чешуями, смыкающимися своими краями надъ сѣмяпочкой и оставляющими наверху лишь небольшое отверстие, черезъ которое высовывается микропиларный конецъ интегумента сѣмяпочки, воспринимающій непосредственно пыльцу. Эти бесплодныя листовидныя чешуйки, окружающія сѣмяпочку, дѣлаютъ ее, равно и сѣмя *Bennettitales*, замкнутыми, а не открытыми или голыми, какъ у настоящихъ голосѣменныхъ. Морфологическая натура бесплодныхъ чешуй *Bennettitales* не ясна; одни разсматриваютъ ихъ, какъ прицвѣтныя чешуи, другіе — какъ бесплодныя макроспоролистки, окружающіе одинъ плодущій макроспоролистикъ, низведенный до одной лишь сѣмяпочки, сидящей на концѣ сокращеннаго до прямостоящей сѣмяножки плодолистика.



Рис. 523. Микро-споролистикъ (или тычинка) *Araucaria* съ длинными висющими микроспorangіями (пыльниками) (по Вармиигу).

Какъ бы то ни было, но женская часть стробила *Bennettitales* болѣе существенно морфологически отличается отъ женской части антостробила покрытосѣменныхъ, такъ что непосредственно филогенетически выводить предковъ покрытосѣменныхъ отъ *Bennettitales* не возможно.

И *Bennettitales*, и простѣйшія, нынѣ вымершія покрытосѣмныя развились изъ одного и того же прототипа, но обѣ эти группы въ устройствѣ женскихъ своихъ органовъ

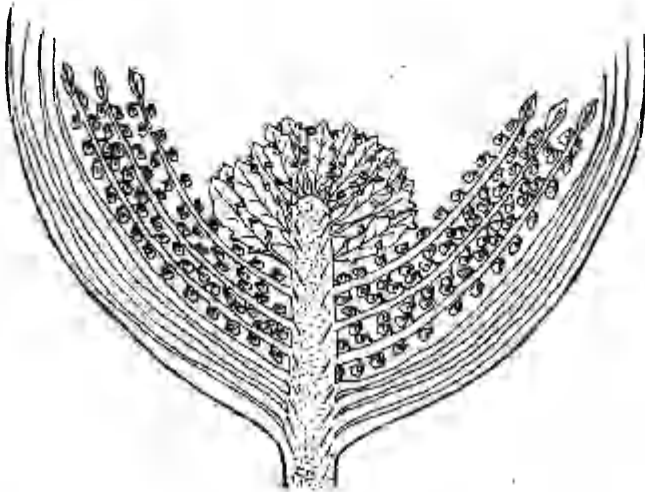


Рис. 524. Гипотетическій прототипъ цвѣтка покрытосѣменныхъ растений — проантостробиль (по Арберу и Паркину).

пошли различно по пути эволюціи. Поэтому Арберъ и Паркинъ строятъ еще другую схему, долженствующую представить еще одинъ болѣе древній прототипъ цвѣтковыхъ растений.

Этотъ прототипъ, какъ видно изъ прилагаемаго рисунка (см. рис. 524), представляетъ уже не антостробиль, какъ на первой схемѣ Арбера и Паркина, а проантостробиль и принадлежитъ гипотетическому растенію полупокрытосѣменному, переходному между настоящими голосѣмными и настоящими покрытосѣмными. Въ общемъ, проантостробиль построенъ по типу антостробила и по типу стробила *Bennettitales*. Торъ здѣсь удлиненный, коническій, и на этомъ торѣ, такъ же какъ у гипотетическаго прототипа покрытосѣменныхъ, всѣ органы

должны были сидѣть въ неопредѣленномъ большомъ числѣ по спирали. Какъ у *Bennettitales*, въ прототипѣ антостробила у основания тора имѣется периантъ или околоцвѣтникъ; далѣе долженъ былъ идти андроцей, по устройству микроспоролистиковъ близкій, однако, къ вайеобразнымъ микроспоролистикамъ *Bennettitales*, а на вершинѣ тора въ неопредѣленномъ количествѣ, по спирали должны были сидѣть многочисленные плодолистики, съ нѣсколькими сѣмяпочками по краямъ плодолистиковъ. Эти плодолистики у проантостробила не смыкались еще своими краями, а, слѣдовательно,



Рис. 525. Макроспоролистики или плодолистики саговыхъ (*Cycadaceae*): А — *Cycas revoluta*; В — *C. circinalis*; С — *C. Normanbyana*; D — *Dioon edule*; E — *Encephalartos Preissii*; F — *Zamia integrifolia*; G — *Ceratozamia mexicana*. — F, G — въ натуральную величину, остальные уменьшены (по Эйхлеру).

сѣмяпочки ихъ были вполне голыя. Такие открытые плодолистики или макроспоролистики мы встрѣчаемъ у многихъ голосѣменныхъ, напримѣръ, у *Cycadaceae* на разныхъ ступеняхъ развитія (см. рис. 525; ср. также рис. 526). *Bennettitales* въ этомъ отношеніи отступили и отъ типа *Cycadaceae*, и отъ типа покрытосѣменныхъ, представляя совершенно самостоятельное образование женскихъ органовъ, правда, по типу также частію голосѣменныхъ, частію покрытосѣменныхъ, но во всякомъ случаѣ вполне оригинальному. Шишку *Bennettitales* Арберъ и Паркинъ относятъ также къ проантостробилу, а не къ эуантостробилу, гдѣ основныя черты организаци покрытосѣменныхъ выражены уже типично и въ андроцеѣ, и въ гинецеѣ.

Не вдаваясь въ дальнѣйшія детали весьма остроумно обоснованной теоріи Арбера и Паркина происхождения цвѣтка покрытосѣменныхъ, мы изложимъ здѣсь вкратцѣ еще лишь заключительныя положенія этой теоріи. По Арберу и Паркину, непосредственными предшественниками покрытосѣменныхъ растеній были растенія полупокрытосѣменные (*Hemiangiospermae*). Эти растенія имѣли плодолистики не замкнутые и сѣмяпочки открытыя, какъ у голосѣменныхъ растеній (см. рис. 525), но органомъ плодоношенія ихъ былъ такой же амфиспорангіальный антостробиль, какъ и у нынѣ живущихъ покрытосѣменныхъ растеній, т. е. типичный цвѣтокъ съ околоцвѣтникомъ, андроцеумъ и гинецеумъ, расположенными въ указанной послѣдовательности, снизу вверхъ на цвѣтоложѣ. Антостробиль предковъ покрытосѣменныхъ растеній, имѣвшихъ еще голыя, однако, сѣмяпочки, Арберъ и Паркинъ называютъ проантостробиломъ. Предки эти намъ пока совершенно еще не извѣстны въ ископаемомъ состояніи, и *Hemiangiospermae* — это чисто гипотетическая группа вымершихъ растеній. Но къ *Hemiangiospermae* близки извѣстныя въ ископаемомъ состояніи мезозойскія *Bennettitales*; они также не имѣютъ еще типично выраженнаго гинецея покрытосѣменныхъ растеній, и сѣмяпочки ихъ полуголыя, а шишка ихъ можетъ быть также названа проантостробиломъ. И ископаемая *Bennettitales*, и гипотетичныя *Hemiangiospermae* были растеніями вѣтроопыляемыми, по Арберу и Паркину, и пыльца воспринималась у нихъ непосредственно сѣмяпочкой. Главнымъ стимуломъ къ развитію типа покрытосѣменныхъ растеній изъ типа голосѣменныхъ послужилъ, по Арберу и Паркину, переходъ отъ вѣтроопыляемости къ насѣкомоопыляемости. Хотя амфиспорангіальныя шишки *Bennettitales* и *Hemiangiospermae* опылялись вѣтромъ, но не исключена была возможность, что шишки эти посѣщались и примитивными насѣкомыми, которыя искали

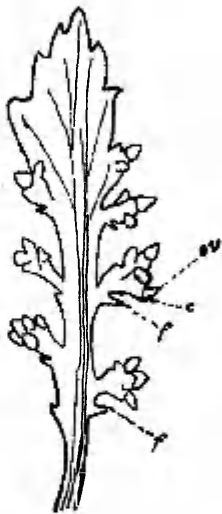


Рис. 526. *Phyllocladus glaucus*. Вѣтвь съ женскими цвѣтами (по Эйхлеру).

среди многочисленныхъ листовыхъ органовъ этихъ шишекъ либо защиты отъ непогоды, либо пищи, въ видѣ пыльцы, въ изобиліи изготовляемой вѣеобразными микроспоролистами этихъ шишекъ. Это случайное посѣщеніе проантостробиловъ мезозойскихъ растеній насѣкомыми могло дать начало къ переносу пыльцы съ микроспоролистиковъ на макроспоролистки при помощи насѣкомыхъ, а вмѣстѣ съ тѣмъ вызвать смыканіе макроспоролистиковъ, для лучшей защиты сѣмяпочекъ отъ внѣшнихъ неблагопріятныхъ условій существованія, и образованіе завязи, а также могло вызвать локализацию собирающей пыльцу части макроспоролистика у верхняго сомкнутого конца его въ видѣ рыльца. Разъ образовалась сомкнутая изъ одного плодолистика завязь съ локализованнымъ на верхнемъ концѣ его рыльцемъ для воспріятія пыльцы, какъ этимъ самымъ данъ былъ толчекъ для новаго типа стробила, а именно, эуантостробила изъ проантостробила, и вмѣстѣ съ тѣмъ данъ былъ толчекъ для многообразнаго развитія и метаморфоза обоюполага цвѣтка въ связи съ прогрессирующимъ все болѣе и болѣе приспособленіемъ къ перекрестному опыленію при помощи насѣкомыхъ. Эти приспособленія къ перекрестному опыленію при помощи насѣкомыхъ красной нитью проходятъ въ строеніи болѣеинства цвѣтовъ покрытосѣменныхъ растеній, и, главнымъ образомъ, имъ, приспособленіямъ этимъ, обязаны цвѣтковые растенія, какъ прогрессивнымъ развитіемъ своимъ, такъ и тѣмъ многообразіемъ въ устройствѣ ихъ цвѣтовъ, которое придаетъ особую прелесть и привлекательность высшимъ представителямъ растительнаго царства — растеніямъ цвѣтковымъ. Но, кромѣ прогрессивнаго развитія подъ вліяніемъ все усложняющагося приспособленія къ опыленію при помощи насѣкомыхъ, покрытосѣмныя растенія, въ теченіе дальнѣйшей своей эволюціи неоднократно могли возвращаться, по мнѣнію Арбера и Паркина, Галле и нѣкоторыхъ другихъ ботаниковъ, къ первобытному опыленію при помощи вѣтра; тогда ихъ амфиспорангіальные антостробилы путемъ атрофіи органовъ обращались въ раздѣльнополые невзрачные мелкіе цвѣточки, въ которыхъ редуцировался либо гинецей, либо андроцей, въ которыхъ сильно упрощался періантъ, и такимъ образомъ получились однопокровные или голые мелкіе цвѣты *МонохлAMYDEAE*, собранные, однако, въ сложно устроенныя

соцвѣтія, облегчающія имъ задачу опыленія при помощи вѣтра, а не насѣкомыхъ.

Всѣ покрытосѣмныя растенія, по мнѣнію Арбера и Паркина, монофилетического происхожденія. Однодольныя растенія, по мнѣнію этихъ авторовъ, произонили отъ двудольныхъ въ очень раннюю геологическую эпоху, отчленившись отъ послѣднихъ, вѣроятно, въ типѣ *Ranales*. Но и для однодольныхъ, какъ и для двудольныхъ, энтомофилія является не только первичнымъ признакомъ, но эта и была та внѣшняя сила, „treibende Kraft“, какъ выражаются Арберъ и Паркинъ, которая не только вызвала къ жизни типъ покрытосѣмныхъ растеній, но была основной причиной ихъ дальнѣйшаго быстрого и многообразнаго прогрессивнаго развитія.

Вы помните, конечно, что покрытосѣмныя растенія, составляющія нынѣ высшій и самый разнообразный растительный типъ на земномъ шарѣ, появились, однако, весьма поздно на землѣ, въ концѣ мѣлового періода, и сразу въ теченіе третичнаго періода заняли первенствующее мѣсто среди остальныхъ болѣе низшихъ растеній. Такое какъ бы моментальное появленіе цвѣтковыхъ растеній на землѣ въ самые послѣдніе геологическіе періоды составляло всегда до нѣкоторой степени загадку. Представители мутаціонной теоріи видѣли въ этомъ яркій примѣръ гетерогеннаго развитія, мутаціи, когда, послѣ долгихъ геологическихъ періодовъ застоя въ развитіи растительнаго царства, представленнаго въ тѣ отдаленныя времена лишь папоротникообразными и голосѣмными, творческая сила природы вдругъ какъ бы проснулась и въ концѣ мѣлового періода сразу произвела цѣлый новый міръ растеній цвѣтковыхъ, покрытосѣмныхъ.

Теорія Арбера и Паркина, объясняющая происхожденіе покрытосѣмныхъ растеній изъ проантостробилятныхъ растеній, представленныхъ въ мезозойскую эру типами *Bennettitales* и *Hemiangiospermae*, даетъ до нѣкоторой степени и ключъ къ пониманію этого неожиданнаго, массоваго появленія различныхъ покрытосѣмныхъ растеній. *Bennettitales* (см. рис. 527) по характеру своихъ листьевъ и стеблей очень похожи на *Cycadaceae* (см. рис. 501, на стр. 513, и рис. 528), настолько похожи, что только изученіе плодущихъ шишекъ тѣхъ и другихъ въ новѣйшее время установило крупную

разницу между *Cycadaceae* и *Bennettitaceae*. А такъ какъ въ большинствѣ случаевъ въ ископаемомъ состояніи встрѣчаются листья или ихъ части, и очень рѣдко органы размноженія, то весьма возможно, что многіе отпечатки листьевъ мезозойской эры, приписываемые палеонтологами къ цикадовымъ, на



Рис. 527. *Williamsonia gigas* — реставрація одного изъ вымершихъ представителей группы *Bennettitales* (по Вильямсону); виденъ высокій древовидный стволъ съ ромбическими листовыми слѣдами, крона изъ крупныхъ перистыхъ листьевъ, типа *Zamia*, и шаровидныя чешуйчатая плодоношенія.

самомъ дѣлѣ относятся къ *Bennettitaceae*, а м. б. и къ гипотетичнымъ *Hemitangiospermae* или даже къ простѣйшимъ *Euantostrobilatae*, т. е. къ простѣйшимъ покрытосѣменнымъ растеніямъ. Листья цикадовыхъ, какъ извѣстно, имѣютъ характеръ вай папоротниковъ; они крупные, сильно расчлененные и сравнительно немногочисленные. Такіе папоротникообразные листья цикадовыхъ растеній сидятъ обыкновенно въ небольшомъ количествѣ на крупныхъ невѣтвящихся или слабо вѣтвящихся ство-

лахъ; вспомните древовидные папоротники, цикадовыя, а изъ покрытосѣменныхъ типъ пальмъ. Наоборотъ, листва покрытосѣменныхъ, по сравненію съ папоротниками и цикадовыми, мелкая; листья ихъ не такъ сильно расчленены, но зато большею частью ихъ много на растеніи, и обильная листва покрытосѣменныхъ растеній свойственна обыкновенно и сильно вѣтвящимся стеблямъ этихъ растеній. Происходитъ своего рода компенсация.

Въ далекую эру мезозоя растительный ландшафтъ былъ

совершенно иной, чѣмъ нынѣ. Гигантскіе стволы, совершенно не вѣтвящіяся (см. рис. 527) или вѣтвящіяся весьма слабо, какъ колонны или неуклюжіе толстые пни (см. рис. 528) всюду торчали по берегамъ рѣкъ, по болотамъ, а изъ вершины этихъ стволовъ — колоннъ или неуклюжихъ пней высоко вздымались къ небу розетки сильно развѣтвленныхъ крупныхъ, но немногочисленныхъ листьевъ — вай древовидныхъ папоротниковъ, цикадовыхъ, *Bennettitales*. Но кончилась тяжелая эра мезозоя, съ ея оригинальной, но непривѣтливой, растительностью, лишенная красивыхъ яркихъ цвѣтовъ, нѣжныхъ ароматовъ ихъ, лишенная пестрыхъ бабочекъ, пчелъ, шмелей и другихъ насѣкомыхъ, жизнь которыхъ такъ интимно связана съ жизнью красивыхъ хорошо пахнущихъ цвѣтовъ.



Рис. 528. *Bowenia spectabilis*—изъ саговыхъ (*Cycadaceae*). Справа женское растение, сильно уменьшенное; слѣва женская шишка или стробиль въ половину естественной величины: *a* — плододлистикъ; *b* — молодая мужская шишка, уменьшена; *c, d, e* — микроспоролистикъ снизу, сверху и сбоку (по Эйхлеру).

Наступаетъ новая эра, близкая къ современной — кайнозой. И вотъ сразу выступаетъ новый типъ растительности. Стволы и стебли растений начинаютъ все сильнѣе и сильнѣе вѣтвиться, зато листва, равномерно расположенная на густо развѣтвленной кронѣ деревьевъ и кустарниковъ, уменьшается, упрощается. Одновременно появляются и цвѣты, а вмѣстѣ съ ними бабочки, букашки, пчелы, шмели

и другія медъ сосущія насѣкомыя. Растительный міръ дѣлается какъ бы сразу разнообразнѣе, привѣтливѣе. Гигантскія неразвѣтвленные формы отступаютъ на задній планъ, и вѣтвление растительнаго тѣла, сосредоточенное въ мезозой лишь на крупныхъ, но ажурно изрѣзанныхъ немногочисленныхъ листьяхъ — вайяхъ, переносится съ органовъ боковыхъ на органы осевые. Сильно вѣтвится стебель, стволъ, боковыя его вѣтви второго, третьяго и т. д. порядковъ; получается цѣлая сложная система осевыхъ органовъ, зато упрощаются, перестаютъ вѣтвиться боковые органы — листья, увеличиваясь, однако, значительно въ своемъ числѣ.

О распространенности того или иного типа растений въ тѣ или иные геологическіе періоды мы судимъ по ихъ остаткамъ, по отпечаткамъ главнымъ образомъ, конечно, листьевъ; органы размноженія растений встрѣчаются сравнительно очень рѣдко въ ископаемомъ состояніи. И вотъ на основаніи отпечатковъ листьевъ и составляется у насъ убѣжденіе, что мезозойская эра — это вѣкъ цикадовыхъ, а кайнозойская эра — вѣкъ покрытосѣменныхъ цвѣтковыхъ растений, появляющихся какъ бы сразу въ огромномъ количествѣ разныхъ типовъ въ самомъ концѣ мезозоя, въ концѣ мѣлового періода. Но кто знаетъ, дѣйствительно ли покрытосѣменные растения появились столь поздно — въ мѣловомъ періодѣ. Можетъ быть, въ видѣ типовъ подготовительныхъ, въ видѣ формъ проантостробилятныхъ, существовали предки современныхъ цвѣтковыхъ растений гораздо и гораздо раньше, чѣмъ въ мѣловую эпоху, и представлены они были такими же цикадообразными древовидными невѣтвящимися формами, какими были въ мезозойскую эру *Bennettitaceae*, эти любопытныя голосѣменные, которыя, не смотря на все внѣшнее свое сходство съ цикадовыми, все же гораздо ближе стоятъ къ настоящимъ цвѣтковымъ растеніямъ, чѣмъ къ типичнымъ голосѣменнымъ. А если предположеніе это вѣрно, то для объясненія какъ бы внезапнаго появленія высшихъ цвѣтковыхъ растений въ мѣловую эпоху намъ не зачѣмъ прибѣгать къ мутаціонной теоріи: цвѣтковыя растенія въ лицѣ гипотетическихъ, намъ совершенно фактически неизвѣстныхъ, но построенныхъ лишь теоретически проантостробилятныхъ растений уже задолго до мѣлового періода постепенно вырабатывали свой характерный органъ — цвѣтокъ, оставаясь

сами по строенію стеблей и листьевъ на стадіи цикадовыхъ растений, а, можетъ быть, даже на стадіи древовидныхъ папоротниковъ.

Если всѣ эти предположенія правдоподобны, то мы должны исторію возникновенія цвѣтковыхъ растений отодвинуть гораздо дальше въ глубь вѣковъ и схематически, вмѣстѣ съ Арберомъ и Паркиномъ, изобразить ее такъ:

5. Покрытосѣмнныя или ангиоспермы	} мезозой, кайнозой (третичный періодъ) и современная эпоха — <i>Eu-Anthostrobileae</i> .
4. Полупокрытосѣмнныя или гемаиангоспермы	
3. Птеридоспермы	} мезозой — <i>Pro-Anthostrobileae</i> .
2. Гетероспоровые папоротникоподобные ихъ предки	
1. Гомоспоровые папоротникоподобные ихъ предки	} палеозой — нестробилные предки антостробильныхъ растений.

Этапы 1, 2 и 4 этой схемы развитія цвѣтковыхъ растений гипотетичны и въ ископаемомъ состояніи совершенно пока не извѣстны; но ключъ къ пониманію этихъ гипотетичныхъ этаповъ даетъ намъ къ этапамъ 1-му и 2-му этапъ 3-й (птеридоспермы), а къ этапу 4-му — *Bennettitaceae*. Этапы 3, 4 и 5 были и есть несомнѣнно растенія сѣмнныя, размножавшіяся уже, начиная съ палеозоя, при помощи сѣмянъ.

Ту же общую схему развитія цвѣтковыхъ растений Арберъ и Паркинъ выражаютъ слѣдующей таблицей родственныхъ отношеній ангиоспермъ (покрытосѣмнныхъ) (см. рис. 529).

Такова, какъ вы видите, весьма остроумная и стройная теорія Арбера и Паркина происхожденія цвѣтка покрытосѣмнныхъ растений. Если мы сопоставимъ ее съ теоріей Веттштейна происхожденія цвѣтка покрытосѣмнныхъ растений изъ соцвѣтія высшихъ голосѣмнныхъ, то во всякомъ случаѣ мы должны будемъ, на мой взглядъ, отдать предпочтеніе теоріи Арбера и Паркина. Не заключая въ себѣ схоластическихъ мудрствованій, свойственныхъ чисто морфологическимъ аналогіямъ, встрѣчающимся въ теоріи Веттштейна, когда онъ цвѣтокъ простѣйшаго *Monochlamydeae* выводитъ изъ соцвѣтія типа *Ephedra* черезъ соцвѣтіе

типа *Casuarin'*ы, теорія Арбера и Паркина одинаково стройно построена и съ морфологической, и съ палеонтологической точки зрѣнія и имѣетъ, такъ же какъ и теорія Веттштейна, весьма правдоподобное экологическое объясненіе. Если надо выбирать одну изъ этихъ теорій, какъ

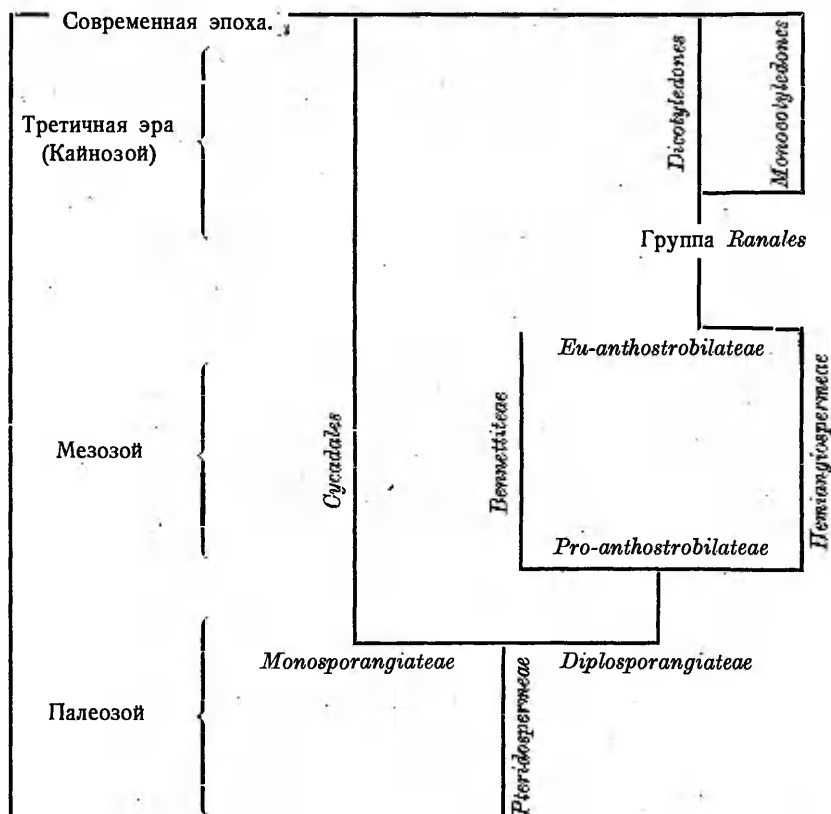


Рис. 529. Схема развитія цвѣтковыхъ растений (по Арберу и Паркину).

окончательно рѣшающую вопросъ о происхожденіи цвѣтковыхъ растений и ихъ органа цвѣтка, то я рѣшительно сталъ бы на сторону теоріи Арбера и Паркина, а не Веттштейна.

Но и въ теоріи Арбера и Паркина есть тоже своя Ахиллесова пята. На мой взглядъ, необоснованнымъ въ теоріи этой является предположеніе, что покрытосѣменные

растения произонили монофилетически, и не доказаннымъ и даже противорѣчащимъ палеонтологическимъ даннымъ является утвержденіе, что просто устроенные цвѣты *Monochlamydeae* представляютъ формы производныя, вторичныя, происшедшія путемъ атрофіи. Въ этомъ пунктѣ я лично ни съ Арберомъ и Паркиномъ, ни съ Галлье согласиться никакъ не могу и рѣшительно становлюсь на сторону Энглера и Веттштейна, рассматривающихъ *Monochlamydeae*, какъ типы первичные цвѣтковыхъ растений. По моему мнѣнію, обѣ теоріи имѣютъ и за, и противъ себя рядъ фактическихъ данныхъ, и только согласивъ оба противоположныхъ воззрѣнія между собою, можно, мнѣ кажется, ближе подойти къ истинѣ. На мой взглядъ, простѣйшими цвѣтковыми растениями являются и *Monochlamydeae*, и *Polycarpicae*. Предки *Monochlamydeae* намъ пока совсѣмъ не извѣстны. Во всякомъ случаѣ, ихъ нельзя искать въ типѣ *Gnetales*, какъ думаетъ Веттштейнъ. Можетъ быть, дальнѣйшее изученіе *Cordaitales* дастъ намъ современемъ такой же ключъ къ пониманію происхожденія *Monochlamydeae*, какъ *Bennettitales* дали Арберу и Паркину ключъ къ пониманію исторіи происхожденія *Polycarpicae*.

Polycarpicae безусловно болѣе разнообразный типъ старѣйшихъ покрытосѣменныхъ растений. Онъ же, этотъ типъ, довольно постепенно ведетъ насъ какъ къ типичнымъ однодольнымъ, такъ и къ типичнымъ высшимъ двудольнымъ растениямъ.

Monochlamydeae же заканчиваются слѣпо довольно развитой группой *Caryophyllaceae* и имѣютъ филогенетическія отношенія линіи къ нѣкоторымъ однодольнымъ — къ *Spadiciflorae*.

Обѣ простѣйшія группы покрытосѣменныхъ растений, и *Monochlamydeae*, и *Polycarpicae*, я объединяю въ одинъ классъ покрытосѣменныхъ или антофитныхъ растений — классъ растений **протоантофитныхъ** и противопоставляю ему другой классъ — растений **эуантофитныхъ**, куда я включаю большинство однодольныхъ (кромѣ *Spadiciflorae* и *Helobiae*) и свободнолепестныя и сростнолепестныя двудольныя растения, т. е., иначе говоря, растения съ цвѣтами трехчленными пятициклическими, растения съ цвѣтами пятичленными пятициклическими и растения съ цвѣтами пятичленными

четырециклическими. Во всѣхъ этихъ трехъ отдѣлахъ класса *Euanthophytae* въ цвѣтахъ ясно выражены законы чередованія органовъ и кратныхъ отношеній, а цвѣты построены по вполне опредѣленнымъ и ясно выраженнымъ діаграммамъ.

У *Protoanthophytae* б. ч. законы кратныхъ отношеній и чередованія органовъ въ цвѣткѣ или совсѣмъ не выражены, или выражены неполно, цвѣты неопредѣленнаго устройства, какъ по расположенію ихъ органовъ, такъ и по числу органовъ каждаго круга; у *Protoanthophytae* въ строеніи цвѣтовъ, а иногда и другихъ ихъ органовъ, нерѣдко встрѣчаются признаки весьма примитивные, сближающіе этотъ классъ покрытосѣменныхъ съ архегоніатными растениями, въ частности, съ голосѣменными.

Лекція двадцать четвертая.

Однодольныя — *Monocotyledoneae*.

Уже при самых первых попытках установления естественной системы и до наших дней среди систематиков утвердилось весьма прочно подразделение покрытосеменных цветковых растений на два больших класса — на однодольныя и двудольныя растения. *Monocotyledones* и *Dicotyledones* — эти два резко отграниченные друг от друга группы цветковых растений, мы находимъ въ одной изъ старѣйшихъ естественныхъ системъ А. Л. де Жюссье (въ 1789 году). Авг. Пир. де Кандолль (въ 1813 г.), Броньяръ, А. Браунъ, Эйхлеръ и другіе старинные систематики — всѣ признавали дѣленіе цветковыхъ растений на *Monocotyledones* и *Dicotyledones*; эти же два группы, въ видѣ самостоятельныхъ классовъ, удержались въ естественныхъ системахъ до самыхъ послѣднихъ дней, и въ руководствахъ Варминга, Энглера, Веттштейна мы находимъ обѣ группы въ ихъ полной неприкосновенности. Казалось бы, такое общепринятое на протяжении болѣе столѣтія всѣми выдающимися систематиками дѣленіе должно быть прочно обосновано и не подлежать ни малѣйшему сомнѣнію. Но я думаю, что уже изъ того фактическаго матеріала, съ которымъ вы познакомились въ теченіе этого курса, у васъ могло зародиться нѣкоторое сомнѣніе, да точно ли естественно подразделение цветковыхъ растений на однодольныя и двудольныя, удовлетворяетъ ли подразделение это требованіямъ филогенетической систематики, не сохранилось ли оно въ наукѣ со столь замѣчательнымъ упорствомъ

и постоянствомъ не въ силу естественности этого дѣленія, а въ силу скорѣе удобства, легкаго практическаго примѣненія и въ силу глубоко вкоренившейся привычки, какъ сохранилось и многое другое въ наукѣ, несмотря на новѣйшія крупныя открытія, доказывающія неосновательность старинныхъ воззрѣній. Въдѣ мы до сихъ поръ въ той или иной формѣ

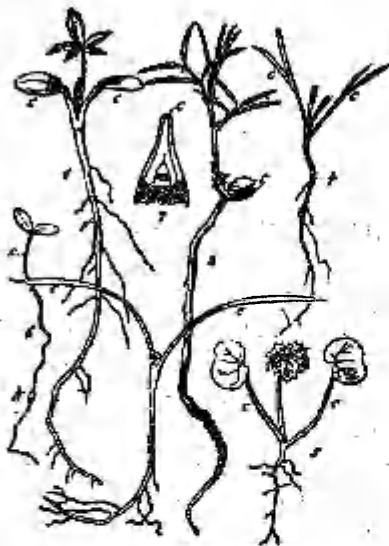


Рис. 530. Проростки и форма сѣмядолей двудольныхъ: 1 — *Lupinus Douglasii*. 2 — *Vicia atropurpurea*. 3 — *Plantago amplexicaulis*. 4 — *Escholtzia californica*. 5 — *Geranium Wallichianum*. 6 — *Eranthis hiemalis*. 7 — Зачатокъ стебля въ клубенькѣ *k* фиг. 6. — с означаетъ на всѣхъ фиг. сѣмядоли. — Всѣ фиг. (исключ. 7) приблизит. въ ест. вел. (Фиг. 5 заимств. у Lubbock, 6 — у Sargent, 7 — у Schiffner, остальныя — у Веттштейна).

придерживаемся подраздѣленія растительнаго царства на споровыя и цвѣтковыя, несмотря на блестящія изслѣдованія Гофмейстера, Бѣляева и многихъ другихъ ученыхъ, ясно доказавшихъ намъ, что цвѣтковыя растенія, въ сущности, тѣ же споровыя. Мы до сихъ поръ продолжаемъ относить папоротникообразныя растенія къ растеніямъ споровымъ, безсѣменнымъ, несмотря на то, что новѣйшія открытія палеонтологовъ познакомили

насъ съ большою группою палеозойскихъ папоротниковъ, приносившихъ сѣмена, подобно нашимъ цвѣтковымъ растеніямъ. Понятіе о подраздѣленіи покрытосѣменныхъ цвѣтковыхъ растеній на однодольныя и

двудольныя настолько укоренилось въ наукѣ, что отрѣшиться отъ этого понятія очень и очень трудно; а между тѣмъ отрѣшиться отъ понятія этого безусловно нужно, если вы желаете, чтобы система растительнаго царства была естественной и удовлетворяла требованіямъ филогеніи.

Вы, конечно, знаете изъ общаго курса ботаники, даже изъ курса среднеучебныхъ заведеній, въ чемъ разница между однодольными и двудольными растеніями. Въ одной изъ

первыхъ лекцій (см. выше стр. 175—176) я резюмировалъ вкратцѣ эти различія и повторять ихъ здѣсь, въ видѣ краткихъ характеристикъ обоихъ классовъ, я не буду. Но мы попробуемъ съ вами, на основаніи того фактическаго матеріала, которымъ вы въ достаточной мѣрѣ запаслись въ теченіе этихъ лекцій, нѣсколько критически разобратъ въ тѣхъ главнѣйшихъ признакахъ, которые отличаютъ однодольныя отъ двудольныхъ; при этомъ прошу васъ помнить, что всѣ разсмотрѣнные нами до сихъ поръ порядки покрытосѣменныхъ растений всѣми систематиками относятся къ двудольнымъ растениямъ.

Вы знаете, конечно, что двудольными растениями называютъ такія растенія, зародышъ сѣмени которыхъ съ двумя сѣмядолями, расположенными по бокамъ (см. рис. 530); тогда какъ у однодольныхъ одна всего сѣмядоля (см. рис. 531). Постояненъ ли, однако, этотъ признакъ — это разъ, и естественъ ли онъ — это два. Однодольныхъ растений съ двумя сѣмядолями въ сѣмени мы не знаемъ, но двудольныя растенія съ одной лишь сѣмядолею встрѣчаются не такъ уже рѣдко. Подобное, какъ у однодольныхъ, развитие одной всего лишь сѣмядоли мы

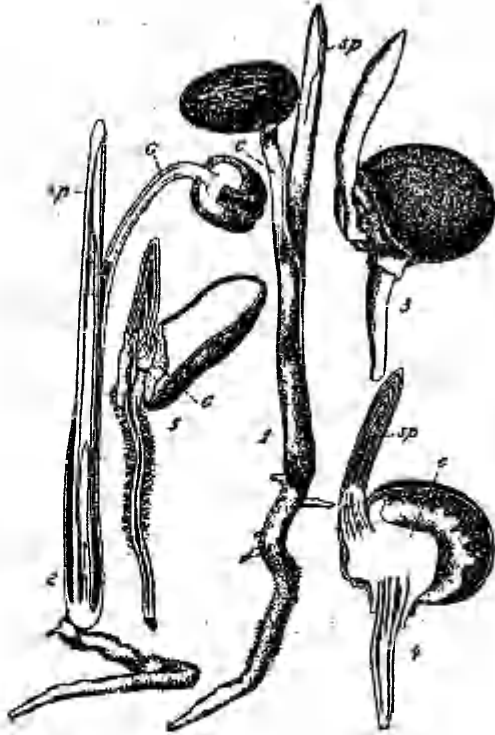


Рис. 531. Проростки и форма сѣмядолей у однодольныхъ: 1 — проростокъ *Phoenix canariensis*, 2 — тотъ же проростокъ въ продольномъ разрѣзѣ, 3 — проростокъ *Zea Mays*, 4 — тотъ же проростокъ въ продольномъ разрѣзѣ, 5 — проростокъ *Triticum vulgare* въ продольномъ разрѣзѣ; на всѣхъ фигурахъ *s* — означаетъ сѣмядолю, *sp* — стебель; фиг. 1—2 въ естеств. велич., фиг. 3—5 увеличены (1—2 — по Веттштейну, 3—4 — по Baillon, 5 — по Sachs'y).

видѣли у многихъ *Nymphaeaceae*, *Berberidaceae* и *Ranunculaceae* изъ порядка *Ranales*. У *Nymphaeaceae* (см. рис. 439, на стр. 452) явленіе это выражено настолько рѣзко, что нѣкоторые новѣйшіе систематики еще недавно (въ 1901 и въ 1904 годахъ) серьезно предлагали перенести *Nymphaeaceae* въ классъ однодольныхъ растений. Но *Ranales* являются не единственнымъ порядкомъ двудольныхъ растений, среди котораго встрѣчаются типы съ одной лишь сѣмядолею въ зародышѣ сѣмени. Такіе же односѣмядольные зародыши, совершенно по типу однодольныхъ растений, встрѣчаемъ мы и въ другихъ иногда высокоорганизованныхъ порядкахъ двудольныхъ, напримѣръ, у единичныхъ представителей семействъ *Papaveraceae* (среди *Fumarioideae*), *Piperaceae* (въ родѣ *Peperomia*), *Nyctaginaceae*, *Umbelliferae*, *Primulaceae* (напримѣръ, въ родѣ *Cyclamen*), *Lentibulariaceae*, главнымъ образомъ, среди такихъ видовъ этихъ семействъ, которые б. и. м. сильно приспособились къ геофильному образу жизни. Изслѣдованіе развитія зародыша и его сѣмядолей какъ у такихъ однодольныхъ двусѣмядольныхъ растений, равно какъ и у самихъ однодольныхъ, показало, съ другой стороны, что и однодольныя растения, строго говоря, не могутъ быть названы этимъ именемъ, ибо у нихъ, въ сущности, тоже двѣ сѣмядоли, но одна изъ этихъ сѣмядолей либо атрофируется или метаморфозируется въ первый зеленый листъ, какъ показали прекрасныя изслѣдованія Hill'я, либо односѣмядольность ихъ есть слѣдствіе срастанія двухъ сѣмядолей, какъ доказываетъ своими изслѣдованіями миссъ Sargent. Такимъ образомъ односѣмядольныя растения, согласно этимъ изслѣдованіямъ, тѣ же двусѣмядольныя, но пріобрѣтшія тѣмъ или инымъ путемъ одну на видъ сѣмядолю, вслѣдствіе, главнымъ образомъ, приспособленія къ геофильному образу жизни. Прибавьте къ этому еще и тотъ фактъ, что какъ среди однодольныхъ, такъ и двудольныхъ встрѣчаются растения, у которыхъ въ сѣменахъ настолько неразвитой зародышъ (напримѣръ, у *Orchidaceae*, *Pirolaceae* и др.), что въ немъ совсѣмъ нельзя различить сѣмядолей, и уже съ чисто формальной морфологической точки зрѣнія дѣленіе на однодольныя и двудольныя должно показаться вамъ искусственнымъ. Съ филогенетической точки зрѣнія присутствіе одной или двухъ

сѣмядолей въ зародышѣ не имѣеть ровно никакого значенія, ибо подраздѣленіе всѣхъ покрытосѣменныхъ цвѣтковыхъ растений на эти два основныхъ класса только по количеству сѣмядолей, если бы даже и не было вышеуказанныхъ исключеній и отступленій отъ основного правила, вѣдь такъ же искусственно, какъ если бы мы вздумали дѣлить всѣ цвѣтковые растенія на два класса — съ стеблевыми листьями супротивными и очередными, или какъ въ искусственной системѣ Линнея устанавливались растительные классы по числу тычинокъ въ цвѣткѣ. Но Линней, устанавливая свою искусственную систему по количеству тычинокъ въ цвѣткѣ, и не выдавалъ ее за естественную систему, тогда какъ дѣленіе покрытосѣменныхъ на однодольныя и двудольныя кладется въ основу естественной системы цвѣтковыхъ растений. Естественность этого подраздѣленія основывается, по мнѣнію современныхъ систематиковъ, на томъ, что растенія однодольныя, имѣющія одну всего сѣмядолю въ зародышѣ сѣмени, отличаются не только этимъ признакомъ отъ двудольныхъ, но и суммой другихъ признаковъ, и, въ общемъ, обѣ группы эти образуютъ, на первый взглядъ, довольно обособленные циклы типовъ. И мы на практикѣ причисляемъ тѣ или иные растенія къ классу однодольныхъ или двудольныхъ не столько по количеству сѣмядолей въ зародышѣ, сколько по совокупности другихъ, болѣе рѣзко бросающихся въ глаза признаковъ. Однако, и эти другіе признаки, какъ сейчасъ увидимъ, съ формально-морфологической точки зрѣнія такъ же непостоянны, какъ и присутствіе въ зародышѣ сѣмени одной или двухъ сѣмядолей, съ филогенетической же точки зрѣнія приводятъ насъ къ совершенно инымъ филогенетическимъ построеніямъ.

Цвѣты у однодольныхъ, какъ вамъ хорошо должно быть извѣстно, построены обыкновенно по **тройному типу** (см. рис. 532, 533), а у двудольныхъ по **пятерному** или **четверному типу**. Такое представленіе о различіи въ строеніи цвѣтовъ этихъ классовъ общепризнано и встрѣчается во всѣхъ учебникахъ и руководствахъ. Но такъ ли это въ дѣйствительности? Во-первыхъ, и у однодольныхъ, и въ особенности у многихъ двудольныхъ бываютъ цвѣты болѣе простаго устройства, съ неопредѣленнымъ числомъ членовъ какъ въ околоцвѣтникѣ, такъ и въ андроцеѣ и гинецеѣ. Во-вто-

рыхъ, какъ нерѣдко видѣли мы, изучая простѣйшіе типы такъ называемыхъ двудольныхъ — *Monochlamydeae* и *Polycarpicae*, цвѣты ихъ нерѣдко бываютъ построены по тройному типу, совершенно аналогичному типу однодольныхъ. Припомните строеніе цвѣтовъ въ порядкахъ *Piperales* (см. рис. 191, на стр. 182), *Fagales* (см. рис. 252, на стр. 254), *Polygonales* (см. рис. 300, на стр. 307), припомните многія семейства *Polycarpicae*, на примѣръ, *Berberidaceae* (см. рис. 429, на стр. 439), *Ranunculaceae* (см. рис. 444, на стр. 460), *Nymphaeaceae* (см. рис. 461, на стр. 470), *Magnoliaceae* (см. рис. 399, на стр. 405), *Lauraceae* (см. рис. 419, на стр. 424) и мно-



Рис. 532. Диаграмма типичнаго цвѣтка однодольнаго — трехчленный пятициклическій цвѣтокъ *Liliflorae* (*Colchicum autumnale*).

гія другія семейства, гдѣ или отдѣльные представители, или многіе типы этихъ семействъ имѣютъ цвѣты по типу однодольныхъ — трехчленные, циклическіе; припомните при этомъ, что иногда такіе трехчленные циклическіе цвѣты легко переходятъ въ цвѣты пятичленные (на примѣръ, у *Polygonales* — см. рис. 300, на стр. 307), или диаграммы пятичленныхъ или трехчленныхъ цвѣтовъ *Polycarpicae* филогенетически легко производятся отъ диаграммъ цвѣтовъ съ неопредѣленнымъ количествомъ ациклически расположен-

ныхъ членовъ (на примѣръ, диаграмма трехчленного многоциклическаго цвѣтка *Berberidaceae* производится Schrödingеромъ изъ многочленной ациклической диаграммы *Trollius europaeus* — см. рис. 444, на стр. 460). Наконецъ, и диаграмма однодольныхъ не всегда построена по тройному типу. Есть однодольныя четырехчленные (на примѣръ, *Potamogeton* — см. рис. 534) или съ инымъ количествомъ членовъ въ цвѣткѣ. Такимъ образомъ тройной типъ строенія цвѣтка хотя въ общемъ и весьма характеренъ для однодольныхъ, такъ же какъ и присутствіе одной всего лишь сѣмядоли въ зародышѣ, но и этотъ признакъ крайне непостояненъ, а филогенетически могъ получиться различными путями. Слѣдовательно, и этотъ признакъ едва ли можетъ имѣть большое значеніе при установленіи двухъ естественныхъ классовъ покрытосѣменныхъ растений — однодольныхъ и двудольныхъ, филогенетическое же его зна-

ченіе хотя и выше, чѣмъ количество сѣмядолей въ зародышѣ, но именно съ филогенетической точки зрѣнія указываетъ намъ на то, что растенія съ такимъ типомъ цвѣтка,



Рис. 533. *Colchicum Szovitsii* Fisch. et Mey. съ Беченахскаго перевала, Эриванской губ., на Кавказскомъ отдѣленіи Тифлискаго Ботаническаго Сада (по фотографіи П. П. Попова).

относимыя обыкновенно къ классу однодольныхъ, могли выработать свои трехчленные цвѣты разными путями.

Третій важный отличительный признакъ однодольныхъ отъ двудольныхъ это — **анатомическое строеніе стебля**. Сосудистые пучки у однодольныхъ разбросаны по всей поверхности поперечнаго срѣза стебля (см. рис. 185, на стр. 178) и замкнутые, безъ камбія, тогда какъ у дву-

дольныхъ на поперечномъ разрѣзѣ стебля сосудистые пучки располагаются кругомъ (см. рис. 182, на стр. 176) и б. ч. открыты, съ камбіемъ. Признакъ этотъ всеѣма важенъ, ибо признакъ этотъ морфологически существенъ и имѣетъ значеніе и филогенетическаго признака. Анатомія стеблей какъ нынѣ живущихъ, такъ, въ особенности, формъ ископаемыхъ (голосѣменныхъ, папоротникообразныхъ) имѣетъ въ настоящее время большое значеніе для филогенетическихъ построений. Но для подраздѣленія покрытосѣменныхъ растений

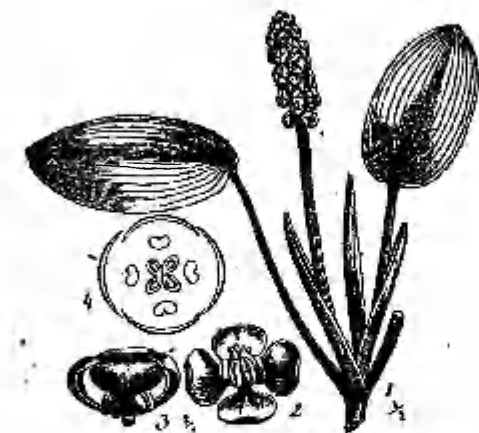


Рис. 534. *Potamogeton natans* — рдестъ: 1 — часть растенія, 2, 3 — цвѣтокъ, 4 — диаграмма цвѣтка (по Wossidlo).

на однодольныя и двудольныя онъ такъ же мало пригоденъ, какъ и предыдуще два признака (количество сѣмядолей въ зародышѣ и трехчленность или пятичленность цвѣтка). Анатомическое строеніе стебля, сходное со строеніемъ стебля однодольныхъ, встрѣчается у многихъ такъ

называемыхъ двудольныхъ, напримѣръ, въ семействахъ *Nymphaeaceae*, *Berberidaceae* (у *Podophyllum peltatum* — см. рис. 552), *Vallisneriaceae* и др. изъ *Polycarpicae*, въ порядкахъ *Piperales* (см. рис. 194, на стр. 184), *Centrospermae* и др. изъ *Monochlamydeae*; съ другой же стороны, новѣйшія изслѣдованія миссъ Sargent проростковъ однодольныхъ растений и способовъ прохожденія сосудистыхъ пучковъ въ подсѣмядольномъ и надсѣмядольномъ колѣнѣ ихъ показало, что своеобразный характеръ анатомическаго строенія стеблей однодольныхъ филогенетически можно вывести изъ анатомическаго строенія стеблей двудольныхъ, что однодольныя въ анатомическомъ отношеніи представляютъ, въ сущности, тѣ же двудольныя, но утратившія первичный камбій, результатомъ чего и является у нихъ отсутствіе годовыхъ слоевъ въ древесинѣ и разбросанность сосудистоволокнистыхъ пучковъ по всей поверхности поперечнаго срѣза стебля.

Такимъ образомъ однодольныя растенія, какъ видимъ, по присутствію на видъ одной всего лишь сѣмядоли, по тройному типу своихъ цвѣтовъ и по анатомическому строенію стеблей не составляютъ особаго морфологическаго типа, который можно противопоставить двудольнымъ растеніямъ. Важнѣйшіе признаки, характеризующіе однодольныя,

встрѣчаются далеко уже не такъ рѣдко и у двудольныхъ, въ особенности у низшихъ двудольныхъ, у *Monochlamydeae* и *Polycarpiceae*, а изслѣдовавши признаковъ этихъ не съ формально-морфологической, а съ филогенетической точки зрѣнія показываетъ намъ, что однодольныя — это тѣ же двудольныя, но сильно специализировавшіяся въ смыслѣ приспособленій либо къ крайне геофильному, либо къ гидрофильному образу



жизни, и вслѣдствіе этого приобрѣтши свою особую организацію, филогенетически легко выводимую изъ организаци низшихъ двудольныхъ.

Остальные признаки, отличающіе однодольныя отъ двудольныхъ, не имѣютъ столь существеннаго значенія и также встрѣчаются иногда у двудольныхъ. Корешокъ зародыша однодольныхъ обычно не развивается въ главный корень, а вмѣсто него возникаютъ боковые и придаточные корни, но то же наблюдается иногда и у двудольныхъ, на примѣръ, у *Pisaria ranunculoides* (см. рис. 459, на стр. 468), съ другой стороны существуютъ однодольныя, у которыхъ развивается главный корень. Сѣтчатая нерватура листьевъ двудольныхъ свойственна и нѣкоторымъ однодольнымъ, напри-

Рис. 535. *Dioscorea caucasica* Lipsky. По экземпляру, выращенному въ Юрьевскомъ Ботаническомъ Саду (по фотогр. П. П. П о л о в а).

мѣръ, многимъ *Aroideae*, *Dioscoraceae* (см. рис. 535) или роду *Paris* изъ порядка *Liliiflorae* (см. рис. 536). Своеобразный процессъ развитія пыльцы у однодольныхъ, а именно, дѣленіе материнской клѣточки на двѣ и затѣмъ дѣленіе этихъ двухъ клѣточекъ на 4 „спеціальныя“ материнскія клѣточки, встрѣчается также и у *Nymphaeaceae* изъ двудоль-



Рис. 536. *Paris quadrifolia* L. — вороній
глазъ: 1 — цѣлое растение, 2 — плодъ, 3 —
диаграмма.

ныхъ. Порядокъ *Helobiae* (см. рис. 537, 538, 539, 540) изъ однодольныхъ настолько близокъ по морфологическимъ признакомъ своимъ къ *Nymphaeaceae*, что Lyon и Schaffner предложили было, какъ мы видѣли выше, перенести *Nymphaeaceae* къ однодольнымъ и поставить ихъ рядомъ съ *Helobiae*. Вообще же, однодольныя особенно близки къ порядкамъ *Anonales*, *Ranales* и другимъ *Polycarpicae*, а также къ порядкамъ *Piperales* и *Polygonales* изъ двудольныхъ и несом-

нѣнно связаны съ ними филогенетически.

Если, съ одной стороны, признаки, отличающіе однодольныя отъ двудольныхъ не постоянны, филогенетически выводятся изъ соотвѣствующихъ признаковъ двудольныхъ и не представляютъ признаковъ первостепенной важности, то, съ другой стороны, между однодольными и двудольными имѣется столько общихъ существенныхъ признаковъ, что современные систематики и морфологи довольно категорически высказываются въ пользу монофилетическаго происхожденія всѣхъ покрытосѣменныхъ растений и въ пользу происхожденія однодольныхъ изъ типа низшихъ двудольныхъ.

Миссъ Sargent, которая первая дала вполне разработанную теорію происхожденія однодольныхъ отъ двудольныхъ, высказывается вполне опредѣленно въ пользу моно-

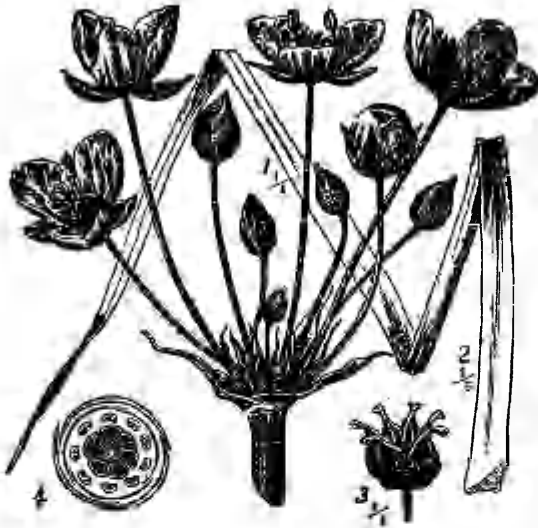


Рис. 537. *Butomus umbellatus* L. — сусакъ: 1 — соцветіе, 2 — листъ, 3 — плодъ, 4 — діаграмма цвѣтка.

филетическаго происхожденія покрытосѣменныхъ растений на томъ основаніи, что оба класса покрытосѣменныхъ растений имѣютъ очень много общихъ между собою, существенныхъ признаковъ, свести которые къ гомоплазии совершенно немыслимо. Планъ строения цвѣтовъ однодольныхъ и двудольныхъ совершенно одинаковъ, плодолистики и плоды устроены въ обоихъ классахъ по одному типу, способъ образования зародышеваго мѣшка и его дальнѣйшее развитіе совершенно аналогичны и у однодольныхъ, и у двудольныхъ, обоимъ классамъ свойственно явленіе двойного оплодотворенія; все это настолько существенные признаки, одинаково характерные и для однодольныхъ, и для двудольныхъ и отсутствующіе въ другихъ группахъ растительнаго царства, у голосѣмен-

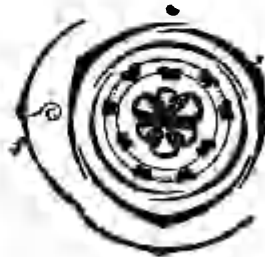


Рис. 538. Діаграмма цвѣтка *Butomus umbellatus* (по В а р м и н г у).

ныхъ и папоротникообразныхъ, что невозможно допустить мысли о происхождении однодольныхъ независимо отъ двудольныхъ. Въ прежнее время однодольныя разсматривались, какъ болѣе простые типы покрытосѣменныхъ растений,

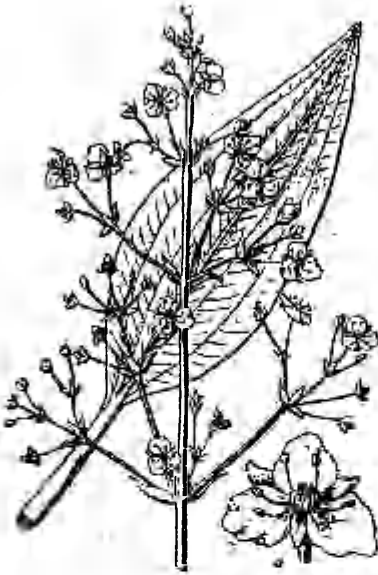


Рис. 539. *Alisma Plantago* L. — соцветіе и листь, а — отдѣльный цвѣтокъ.

и потому ставились въ системѣ между голосѣменными и двудольными. Въ наиболѣе древнихъ отложенияхъ земной коры, гдѣ найдены были вообще ископаемые остатки покрытосѣменныхъ растений, а именно въ неокомѣ (нижнемъ мѣлѣ) Португалии и Соединенныхъ Штатовъ были найдены, однако, одновременно отпечатки листьевъ и однодольныхъ, и двудольныхъ. Палеонтологи, исходя изъ предвзятаго мнѣнія, по которому однодольныя ставились въ системѣ между голосѣменными и двудольными, старались доказать, что въ мезозойскіе періоды, предшествовавшіе мѣловому періоду, а также и въ палеозой существовали одни лишь однодольныя, находямыя въ отложенияхъ этихъ въ видѣ отпечатковъ листьевъ; однако, болѣе тщательное изслѣдованіе этихъ ископаемыхъ показало, что ни одинъ изъ этихъ отпечатковъ не можетъ быть съ увѣренностью отнесенъ къ однодольнымъ; это или отпечатки части листьевъ цикадовыхъ, или листья кордаитъ, т. е. древнѣйшихъ голосѣменныхъ.

Такимъ образомъ, на основаніи данныхъ палеонтологии, однодольныя появились на земномъ шарѣ одновременно съ двудольными, въ мѣловомъ періодѣ, и многіе современные систематики, оставляя однодольныя въ системѣ на старомъ

мѣстѣ, и потому ставились въ системѣ между голосѣменными и двудольными. Въ наиболѣе древнихъ отложенияхъ земной коры, гдѣ найдены были вообще ископаемые остатки покрытосѣменныхъ растений, а именно въ неокомѣ (нижнемъ мѣлѣ) Португалии и Соединенныхъ Штатовъ были найдены, однако, одновременно отпечатки листьевъ и однодольныхъ, и двудольныхъ. Палеонтологи, исходя изъ предвзятаго мнѣнія, по которому однодольныя ставились въ системѣ между голосѣменными и двудольными, старались доказать, что въ мезо-



Рис. 540. *Диаграмма* цвѣтка *Alisma Plantago* (по Buchenau).

мѣстѣ, т. е. между голосѣмными и двудольными, стали допускать, что оба класса эти представляютъ параллельное независимое другъ отъ друга развитіе, т. е., что покрытосѣмныя имѣютъ бифилетическое происхожденіе. Такого мнѣ-

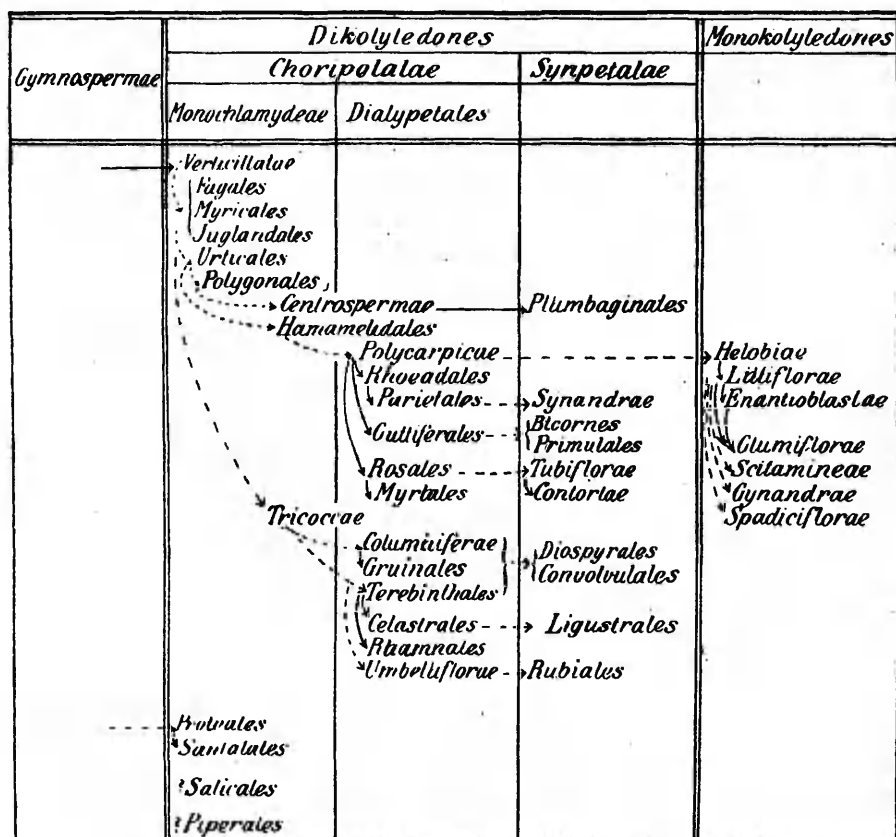


Рис. 541. Схема Веттштейна филогенетическихъ отношеній покрытосѣмныхъ растений.

нія держатся до сихъ поръ Нэгели, Клу, Друде, Вармингъ, Энглеръ, Навашинъ, Bessey, Coulter, Chamberlain.

Но Страсбургеръ, миссъ Sargent, Delpino, Plabault, Hallier, Jeffrey, Arber, Parkin, Веттштейнъ, Лотси разсматриваютъ, наоборотъ, однодольныя, какъ производныя двудольныхъ, какъ ихъ филогенетическое отвѣт-

вление, а Веттштейнъ, Негели, Друде, Fritsch, Pfitzer, G. Karsten и др. высказались даже въ томъ смыслѣ,

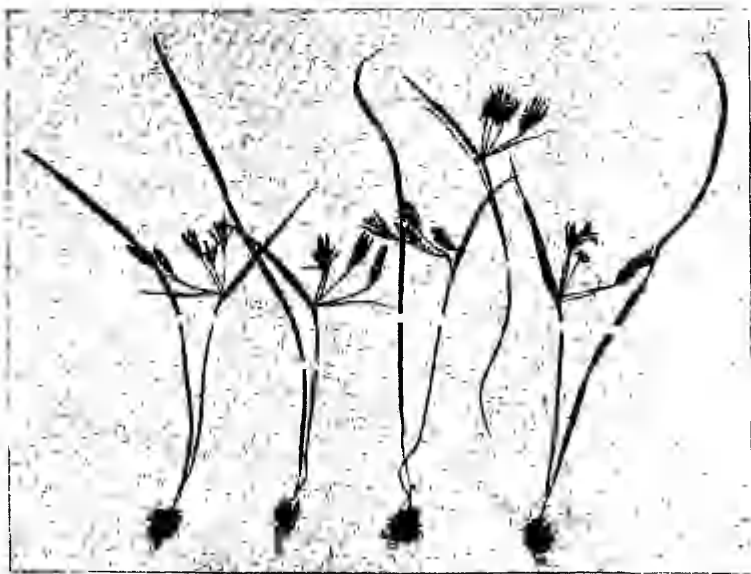


Рис. 542. *Gagea erubescens* (Bess.) Schult. Экземпляры изъ Екатеринославской и Курской губ. (по фотографіи В. Алѣхина).

что однодольныя надо поставить въ системѣ въ самомъ концѣ, послѣ двудольныхъ, что, напри-

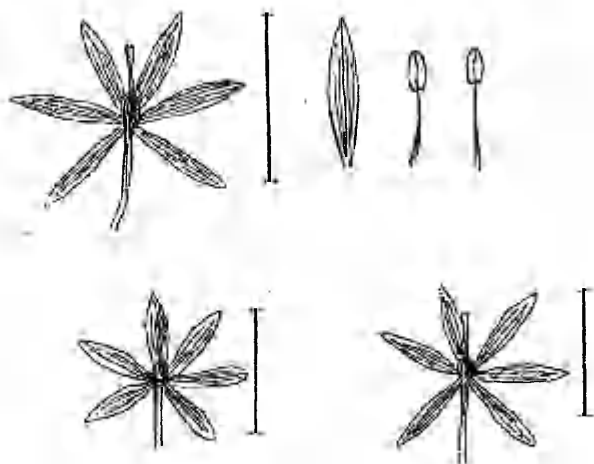


Рис. 543. *Gagea erubescens* (Bess.) Schult. Анализы цвѣтовъ (по В. Алѣхину).

мѣръ, и сдѣлалъ въ своемъ учебникѣ Веттштейнъ, который разсматриваетъ однодольные въ самомъ концѣ своего учебника и филогенетически выводитъ ихъ изъ типа *Polycarpicae* двудольныхъ черезъ порядокъ *Helobiae*. Всѣ остальные порядки однодольныхъ, а ихъ, по Веттштейну, шесть, выводятся имъ прямо или косвенно изъ порядка *Liliiflorae*, имѣющаго явственныя филогенетическія отношенія къ порядку *Helobiae*. Такимъ образомъ, филогенетическія отношенія различныхъ типовъ однодольныхъ, по Веттштейну, будутъ таковы, какъ они представлены на прилагаемой схемѣ (см. рис. 541, на стр. 565).

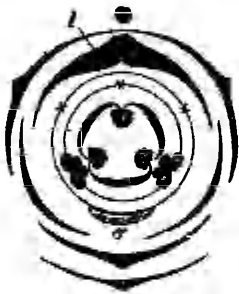


Рис. 545. Диаграмма цвѣтка *Cypripedium*: *l* — губа (labellum), δ — стаминодій (по Вармингу).

Дѣйствительно, изъ всѣхъ однодольныхъ *Helobiae* по неопредѣленному количеству органовъ въ цвѣтахъ, по ациклическому или гемициклическому ихъ расположенію и по апокарсії (см. рис. 538 и 540) ближе всего стоятъ къ *Polycarpicae* и могутъ быть даже отнесены къ этимъ послѣднимъ (см. рис. 610). Отъ *Helobiae*

мы имѣемъ довольно хорошій переходъ къ порядку *Liliiflorae*, построенному по типу настоящихъ однодольныхъ, т. е. съ цвѣтами трехчленными пятициклическими по формулѣ: $P_{3+3} A_{3+3} G_3$ (см. рис. 542, 543). Изъ диаграммы *Liliiflorae* (см. рис. 532) легко вывести, путемъ атрофіи (напримѣръ, у *Iris* — см. рис. 544, у орхидныхъ — см. рис. 545, 546), смѣщенія органовъ, сростающа ихъ и неодинаковаго развитія, диаграммы цвѣтовъ остальныхъ порядковъ однодольныхъ, причемъ одни изъ этихъ порядковъ обнаруживаютъ явленія прогрессивнаго метамор-



Рис. 544. Диаграмма цвѣтка *Iris*: δ — прицвѣтникъ, въ пазухѣ котораго находится почка, *s* — кроющій листъ (по Вармингу).



Рис. 546. Диаграмма цвѣтка *Orchis*: *l* — губа (labellum), δ — стаминодій (по Вармингу).

фоза и крайняго приспособленія къ энтомофилии, напримѣръ, *Scitamineae* (см. рис. 554, 559) и *Gynandrae* (см. рис. 545, 546),



Рис. 547. Цвѣтокъ злака — *Triticum*: bl — lodiculae, fr — завязь, n — рыльце (по Энглеру).

другіе же порядки обнаруживаютъ явленія регрессивнаго метаморфоза и возврата къ анемофилии (напримѣръ, порядки *Glumiflorae* — см. рис. 547, 548, и *Cyperales* — см. рис. 549). Порядокъ *Spadiciflorae*, состоящій изъ семействъ *Palmae* (см. рис. 550), *Cyclanthaceae*, *Pandanaceae*, *Sparganiaceae*, *Typhaceae*, *Araceae* и *Lemnaceae*, занимаетъ наиболѣе обособленное мѣсто въ системѣ среди прочихъ однодольныхъ. Веттштейнъ полагаетъ, что *Spadiciflorae* имѣютъ еще вѣроятныя филогенетическія отношенія къ типу, представляемому *Liliiflorae* (см. рис. 541); но во всякомъ случаѣ отношенія эти довольно далекія,

а *Spadiciflorae* по крайне простому устрой-

ству своихъ цвѣтовъ, собранныхъ, однако, въ сложныя соцвѣтія, скорѣе напоминаютъ намъ типъ *Monochlamydeae* изъ двудольныхъ, чѣмъ типъ *Liliiflorae*. Hallier и Лотси связываютъ *Spadiciflorae* съ порядкомъ *Piperales*, и такой взглядъ кажется мнѣ болѣе вѣроятнымъ. Вотъ почему, по моему мнѣнію, лучше *Spadiciflorae* помѣ-

стить въ системѣ вслѣдъ за *Piperales* среди *Monochlamydeae* (см. рис. 610), отдѣливъ ихъ отъ остальныхъ однодольныхъ растений. Приблизительно такое именно мѣсто въ системѣ и отводитъ Лотси *Spadiciflorae*, а именно послѣ *Piperales*, но порядокъ *Piperales*, какъ мы уже

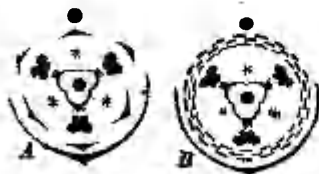


Рис. 549. Диаграммы цвѣтовъ: А — *Scirpus silvaticus*, В — *Eriophorum angustifolium*.

знаемъ, Лотси причисляетъ къ *Polycarpicae*, отводя ему мѣсто между *Anonales* и *Ranales*, а не къ *Monochlamydeae*. Что касается остальныхъ однодольныхъ, то Лотси въ своихъ

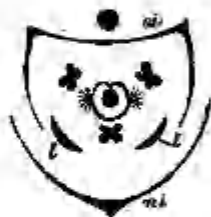


Рис. 548. Диаграмма цвѣтка злака: st — нижняя цвѣточная чешуя, oi — верхняя цвѣточная чешуя, l, l — lodiculae (по Вармингу).

„Vorträge über botanische Stammesgeschichte“ отводит имъ мѣсто непосредственно за порядкомъ *Ranales*, между этимъ послѣднимъ и *Nepenthales*, и начинаетъ разсмотрѣніе однодольныхъ съ *Helobiales*, за которыми слѣдуютъ у него порядки *Enantioblastae*, простѣйшія *Liliiflorae*, *Glumiflorae*, куда онъ относитъ *Cyperaceae* и *Gramineae*, болѣе высоко организованныя *Liliiflorae*, затѣмъ *Scitamineae* и, наконецъ, *Monandreae* (*Orchidaceae*). Лотси въ распредѣленіи въ системѣ различныхъ типовъ однодольныхъ слѣдуетъ въ этомъ отношеніи Галле и даетъ, согласно послѣднему, слѣдующую схему развитія *Proterogenes* и *Monocotyledones* (см. рис. 551).

Миссъ Sargent производитъ всѣ однодольныя и двудольныя растения отъ гипотетическаго прототипа, цвѣты котораго были полночленные, типа цвѣтка магноліи или лириодендрона.

Изъ такого первобытнаго прототипа развились, по ея мнѣнію, и двудольныя, и однодольныя. Главныя существенныя

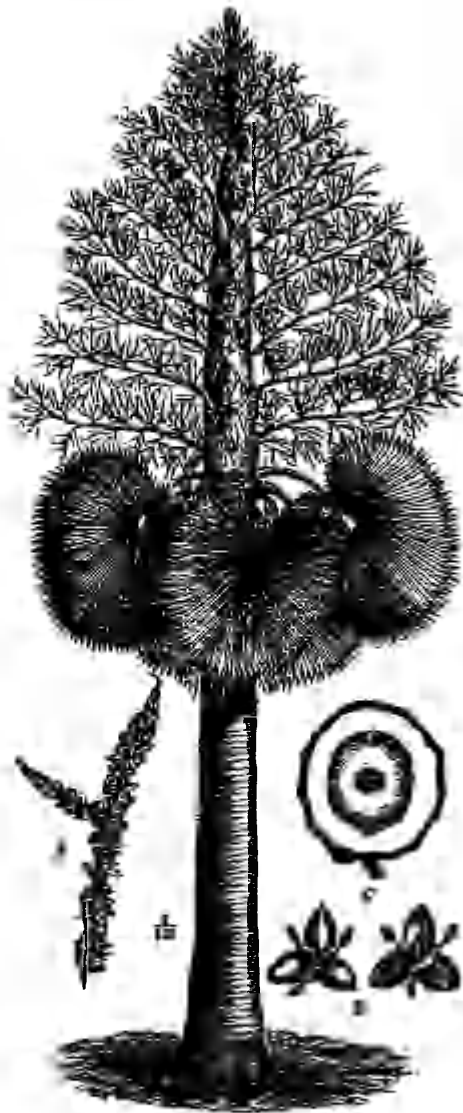


Рис 550. Пальма *Corypha Taliera* Roxb. въ цвѣту: А — часть соцвѣтія, В — цвѣты, С — плодъ въ продольномъ разрѣзѣ (по Roxburgh).

отличія между тѣми и другими заключаются, по ея мнѣнію, въ анатомическомъ строеніи стебля и числѣ сѣмядолей, и миссъ Sargent задается вопросомъ, приближались ли примитивныя покрытосѣменные въ отношеніи анатомическаго строенія стебля и числа сѣмядолей къ современнымъ однодольнымъ или двудольнымъ.

Всѣ разнообразныя мелкія различія въ анатомическомъ строеніи стеблей однодольныхъ и двудольныхъ можно, по ея мнѣнію, свести къ слѣдующей основной причинѣ: присутствію дѣятельнаго камбія въ стволѣ двудольныхъ или отсутствію его у однодольныхъ. Присутствіе камбія влечетъ за собою расположеніе сосудистоволокнистыхъ пучковъ однимъ кругомъ, ихъ коллятеральность и однообразное распредѣленіе на поперечномъ срѣзѣ; раздѣльность камбія замираетъ, тѣмъ самымъ нарушается такое правильное и однообразное

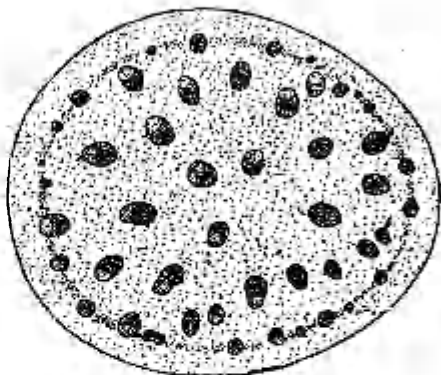


Рис. 552. Поперечный разрѣзъ стебля *Podophyllum peltatum* (изъ сем. *Berberidaceae*) съ разсѣянными сосудистоволокнистыми пучками, какъ у однодольныхъ (по Ветштейну).

распредѣленіе проводящихъ пучковъ въ стеблѣ, и мы видимъ, на примѣръ, согласно изслѣдованіямъ Holm'a, что у *Podophyllum* изъ семейства *Berberidaceae*, гдѣ дѣятельность камбія прекратилась, распредѣленіе сосудистыхъ пучковъ по типу однодольныхъ (см. рис. 552). Такъ какъ у многихъ ископаемыхъ папоротникообразныхъ и у нынѣ живущихъ голосѣменныхъ наблюдается такой же дѣятельный камбій, какъ у огромнаго большинства двудольныхъ, то надо полагать, что присутствіе камбія есть признакъ болѣе древній, чѣмъ его отсутствіе; характерныя особенности анатомическаго строенія стеблей однодольныхъ приобрѣтаются растениями этими, по изслѣдованіямъ миссъ Sargent, постепенно, въ болѣе старыхъ частяхъ стволъ или стеблей ихъ, тогда какъ въ первыхъ междоузліяхъ молодыхъ сѣянцевъ однодольныхъ растений наблюдаются черты строенія, свой-



Рис. 553. *Musa sapientum* L. — бананъ (по Rechuël-Loesche).

ственныя двудольнымъ, а именно, расположеніе проводящихъ пучковъ однимъ кругомъ, ихъ коллятеральное строеніе, слѣды недолговѣчнаго камбія между отдѣльными составными частями этихъ пучковъ. Миссъ Sargent наблюдала слѣды недолговѣчнаго камбія въ подсѣмядольномъ и первыхъ надсѣмядольныхъ колѣнахъ въ сѣянцахъ 10 видовъ изъ 8 родовъ однодольныхъ, на примѣръ, у нѣкоторыхъ видовъ *Yucca* (см. рис. 333, на стр. 341), у *Albucca*, *Erittrillaria*, также въ проводящихъ пучкахъ листьевъ *Elettaria* и *Musa* (см. рис. 553). Миссъ Andersson наблюдала тоже явленіе это въ 13 видахъ однодольныхъ сѣянцевъ, на примѣръ, у *Zea*, *Typha*, *Lilium* и *Dracaena*. Обыкновенно камбій этотъ весьма недолговѣченъ и вскорѣ прекращаетъ свою дѣятельность, послѣ чего и развивается въ дальнѣйшихъ междоузліяхъ стеблей однодольныхъ типичное для нихъ анатомическое строеніе стебля. Эти наблюденія показываютъ намъ, что первичныя покрытосѣмныя имѣли анатомическое строеніе стеблей по типу двудольныхъ, и что въ этомъ отношеніи можно разсматривать однодольныя, какъ дальнѣйшее производное двудольныхъ, у которыхъ камбій прекратилъ свою дѣятельность, и увеличилось количество проводящихъ пучковъ, входящихъ изъ каждаго листа въ стебель.

Посмотримъ теперь, какъ обстоитъ дѣло съ числомъ сѣмядолей. Были ли первичныя покрытосѣмныя типично двудольными, или, подобно однодольнымъ, они имѣли первоначально одну всего сѣмядолю. Въ настоящее время неизвѣстно ни одного однодольнаго растенія съ двумя сѣмядолями, но среди двудольныхъ растений наблюдаются, хотя и не особенно часто, но въ разнообразнѣйшихъ группахъ ихъ, типы съ одной лишь сѣмядолюю. Такія односѣмядольныя двудольныя мы встрѣчаемъ въ особенности среди видовъ, рѣзко приспособленныхъ либо къ геофильному, либо къ гидрофильному образу жизни, на примѣръ, у *Berberidaceae*, или у *Ficaria*, у *Cyclamen*, образующихъ подземные толстые клубни, или у *Nymphaeaceae*, ведущихъ водный образъ жизни. Изслѣдованіе зародышей этихъ растений, какъ мы видѣли уже

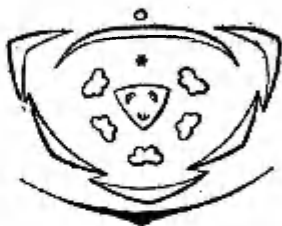


Рис. 554. Диаграмма цвѣтка *Musa ornata* Roxb. (по Эйхлеру).

раньше, изучая *Berberidaceae* и *Nymphaeaceae*, показало, что ихъ единственная сѣмядоля образовалась изъ первоначально двухъ сѣмядолей путемъ срастанія ихъ въ одно цѣлое. У типовъ растеній, стоящихъ въ системѣ ниже покрытосѣменныхъ, мы вполне типичныя сѣмядоли находили лишь у голосѣменныхъ. Изъ голосѣменныхъ *Cycadaceae*, *Bennettitaceae* (см. рис. 505, на стр. 517), *Gnetaceae* (см. рис. 148, на стр. 155), *Ginkgoaceae*, *Cupressineae* и *Taxaceae* имѣютъ всегда лишь двѣ сѣмядоли, какъ двусѣмядольныя растенія, *Araucariaceae* имѣютъ отъ 2—4 сѣмядолей, а большинство *Abietineae* и *Taxodineae* имѣютъ нѣсколько, обыкновенно гораздо больше, чѣмъ двѣ сѣмядоли. Большее, чѣмъ двѣ, количество сѣмядолей у голосѣменныхъ, по мнѣнію Hill'я и de Fraine, объясняется расщепленіемъ первоначально бывшихъ и здѣсь двухъ сѣмядолей. Односѣмядольныхъ голосѣменныхъ, повидимому, совершенно не имѣется, за исключеніемъ *Ceratozamia* и *Macrozamia*, у которыхъ, можетъ быть, имѣется всего одна сѣмядоля, но у послѣдней бываетъ и 2, и 3 сѣмядоли.

Эти данныя указываютъ намъ на то, что первичныя покрытосѣменные и по количеству сѣмядолей, какъ и по анатомическому строенію стеблей своихъ, были двусѣмядольными растеніями, и присутствіе одной лишь сѣмядоли есть явленіе вторичное, т. е., иначе говоря, однодольныя растенія развились изъ двудольныхъ, причемъ ихъ единственная видимая сѣмядоля, по изслѣдованіямъ миссъ Sargent, произошла, такъ же какъ у *Berberidaceae*, *Nymphaeaceae* и *Ficaria*, путемъ б. и. м. полного срастанія первоначально заложенныхъ двухъ сѣмядолей, подъ вліяніемъ приспособленія къ геофильному образу жизни. Изслѣдованія миссъ Sargent надъ исторіей развитія сѣмядоли однодольныхъ и прохожденіемъ въ нихъ и въ подсѣмядольномъ колѣнѣ сосудисто-локнистыхъ пучковъ весьма убѣдительно доказываютъ такое именно происхожденіе единственной сѣмядоли однодольныхъ, путемъ срастанія первоначально заложенныхъ двухъ сѣмядолей, и доказываютъ намъ, что однодольныя, въ сущности, тѣ же двудольныя, но односторонне приспособленныя къ крайнимъ условіямъ геофильнаго или гидрофильнаго образа жизни.

Но синкотилия или происхожденіе единственной сѣмядоли путемъ срастанія ея изъ первоначально двухъ сѣ-

мядолей, какъ это мы наблюдаемъ у многихъ геофильныхъ двудольныхъ и у многихъ однодольныхъ, не есть единственный способъ образованія одной сѣмядоли. Односѣмядольность можетъ возникнуть и инымъ путемъ, путемъ гетерокотилии, какъ показали интересныя изслѣдованія Hill'я надъ проростками разныхъ геофильныхъ видовъ рода *Peperomia* изъ семейства *Piperaceae* и сравненіе проростковъ этихъ съ проростками нѣкоторыхъ однодольныхъ.

По изслѣдованіямъ Hill'я, среди обширнаго рода *Peperomia* встрѣчаются не только виды съ двумя нормальными надземными сѣмядолями, какъ ихъ описываетъ Johnson, напримѣръ, у *Peperomia pellucida* (см. рис. 555, фиг. 1, 2), но и такіе виды, приспособленные къ геофильному образу жизни, у которыхъ при прорастаніи сѣмянъ выходитъ изъ сѣмени и изъ земли одна лишь сѣмядоля, другая же сѣмядоля остается въ сѣмени подъ землею, исполняя роль высасывающаго изъ эндосперма сѣмени питательныя вещества органа, подобно сѣмядолямъ однодольныхъ, обычно фигурирующимъ, какъ высасывающіе органы. Проростки такихъ видовъ *Peperomia*, напримѣръ, *P. peruviana* (см. рис. 555, фиг. 3, 4), очень похожи по внѣшнему виду на проростки однодольныхъ растений. При этомъ мы можемъ, согласно изслѣдованіямъ Hill'я, различать два типа такихъ гетерокотильныхъ проростковъ рода *Peperomia*; у однихъ изъ нихъ остающаяся въ сѣмени сѣмядоля почти не отличается по формѣ и строенію своему отъ другой надземной сѣмядоли; такъ, мы замѣчаемъ на ней дыхательныя устья, и сѣмядоля эта не заполняетъ все сѣмя, а между нею и эндоспермомъ сѣмени остается полость, которую занимала другая сѣмядоля, вышедшая надъ поверхностью земли; примѣръ этого типа мы видимъ у *Peperomia peruviana* (см. рис. 555, фиг. 3, 4). У другого типа рода *Peperomia* остающаяся въ сѣмени сѣмядоля превращается въ колбовидный высасывающій органъ, всецѣло заполняющій полость сѣмени, образовавшуюся было послѣ вытягиванія изъ сѣмени другой надземной сѣмядоли; примѣромъ второго типа можетъ служить *P. parvifolia* (см. рис. 555, фиг. 5, 6). Если мы сравнимъ съ этимъ вторымъ типомъ проростковъ *Peperomia* проростокъ, напримѣръ, какого-либо вида изъ рода *Arisaema*, изъ семейства *Aroideae*, то единственная сѣмядоля этого однодольнаго растенія, остающаяся въ сѣ-

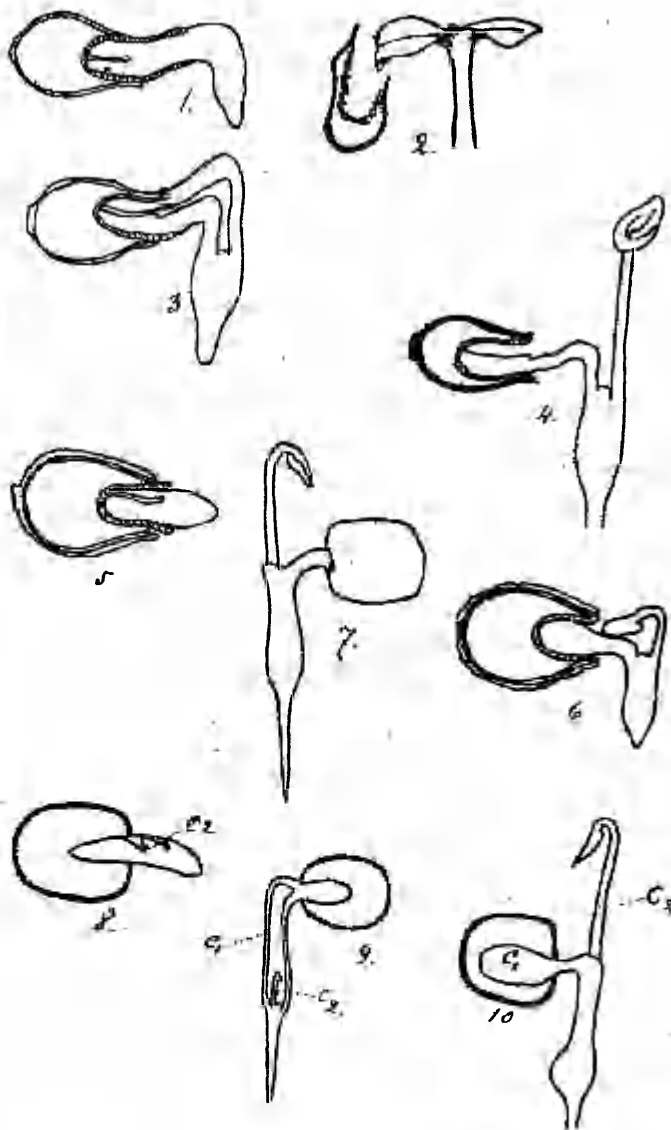


Рис. 555. Сравнение прорастания семян *Peperomia* (изъ двудольныхъ) и *Arisaema* (изъ однодольныхъ), для выяснения происхождения однодольныхъ отъ двудольныхъ (по Hill): 1, 2 — *Peperomia pellucida* (по Johnson); на фиг. 2 обѣ сѣмядоли высвободились изъ сѣмени; 3, 4 — *P. peruviana* (по Hill); на фиг. 4 изъ сѣмени освободилась лишь одна сѣмядоля, и въ эндоспермѣ сѣмени при этомъ осталась значительная открытая полость; обѣ сѣмядоли, здѣсь слабо щитовидныя; 5, 6 — *P. parvifolia* (по Hill); остающаяся въ сѣмени сѣмядоля булавовидной формы, вслѣдствіе чего въ эндоспермѣ сѣмени, послѣ высвобождения другой сѣмядоли, остается весьма малая открытая полость; 7 — прорастаніе сѣмени *Arisaema Dracontium* (по Rishach); нѣтъ на рисункѣ изображенъ такъ назыв. первый листъ, который, по Hill'ю, соответствуетъ свободной сѣмядолѣ предыдущихъ рисунковъ; направо — остающаяся въ сѣмени сильно разросшаяся абсорбирующая сѣмядоля; 8—10 — прорастаніе типичнаго однодольнаго растенія (по Hill'ю); 8 — сѣмя съ молодымъ зародышемъ; такъ назыв. „первый листъ“ или вторая сѣмядоля (C_2) весьма рудиментарна и покрыта со всѣхъ сторонъ пластинкой первой сѣмядоли (C_1); эта вторая сѣмядоля при прорастаніи вытягивается изъ сѣмени вмѣстѣ съ перышкомъ (plumula) и корешкомъ; 9 — дальнѣйшее развитіе второй рудиментарной сѣмядоли у основанія пластинки первой абсорбирующей сѣмядоли; 10 — вторая сѣмядоля (C_2) прорвала пластинку абсорбирующей сѣмядоли и вышла наружу въ видѣ такъ называемаго „перваго листа“.

мени, будетъ соответствовать остающейся въ сѣмени *Peperomia* сѣмядолѣ, а первый листъ *Arisaema* будетъ соответствовать надземной сѣмядолѣ *Peperomia* (см. рис. 555, фиг. 7 и срав. съ фиг. 5, 6 того же рисунка).

По мнѣнію Hill'я, у однодольныхъ имѣется, такъ же какъ у двудольныхъ, двѣ сѣмядоли, но у нихъ за сѣмядолю принимается обыкновенно лишь тотъ высасывающій органъ (напримѣръ, щитокъ у *Gramineae* — см. рис. 531, 4, 5, 6),

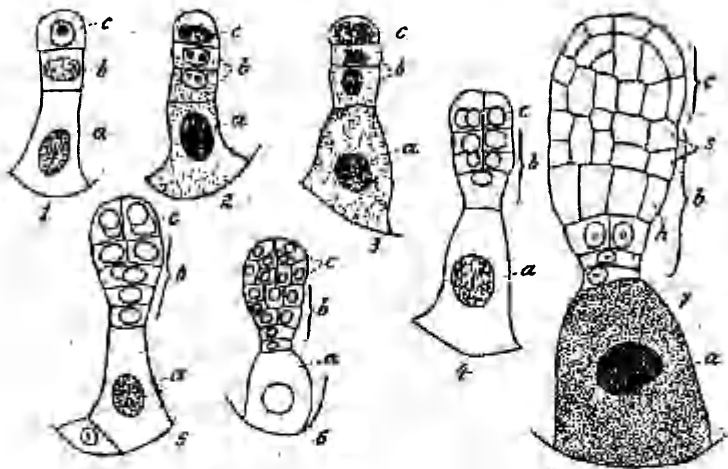


Рис. 556. Развитие зародыша однодольного — *Sagittaria variabilis*: 1—7 — послѣдовательныя стадіи развития; части, происшедшія изъ 3 клѣточекъ предзародыша (проешбгуо), обозначены соответствующими буквами. На фиг. 7 *h* означаетъ зачатокъ подсѣмядольнаго колѣна, *c* — зачатокъ сѣмядоли, *s* — зачатокъ оси. — Увел. 400 (по Schaffner'у).

который остается при прорастаніи проростковъ въ сѣмени, вторая же сѣмядоля, выступающая наружу, принимающая характеръ зеленого листа, ошибочно считается у однодольныхъ за первый листъ этихъ растений. У многихъ однодольныхъ сѣмядоля возникаетъ однимъ изъ первыхъ органовъ зародыша на его верхушкѣ, пѣрышко же развивается гораздо позднѣе, подъ верхушкой зародыша, какъ это мы видимъ на классическомъ примѣрѣ истории развитія зародыша *Sagittaria* (см. рис. 556 и ср. съ рис. 557). Но морфологически верхушечная сѣмядоля такого зародыша гомологична сѣмядолѣ *Peperomia*, остающейся въ сѣмени, а первый листочекъ пѣрышка гомологиченъ второй надземной сѣмядолѣ *Peperomia*.

Такимъ образомъ, однодольныя растения на самомъ дѣлѣ совсѣмъ не однодольны, а тѣ же двудольныя растения; только у нихъ (см. рис. 555, фиг. 7, 8, 9, 10), согласно изслѣдованію Гилля, одна изъ сѣмядолей, играющая роль высасывающаго органа (C_1), значительно опережаетъ въ своемъ развитіи и вторую сѣмядолю и точку роста самого зародыня и его оси. Поэтому эта сѣмядоля кажется верхушечнымъ, а не боковымъ органомъ, вслѣдствіе смѣщенія, а

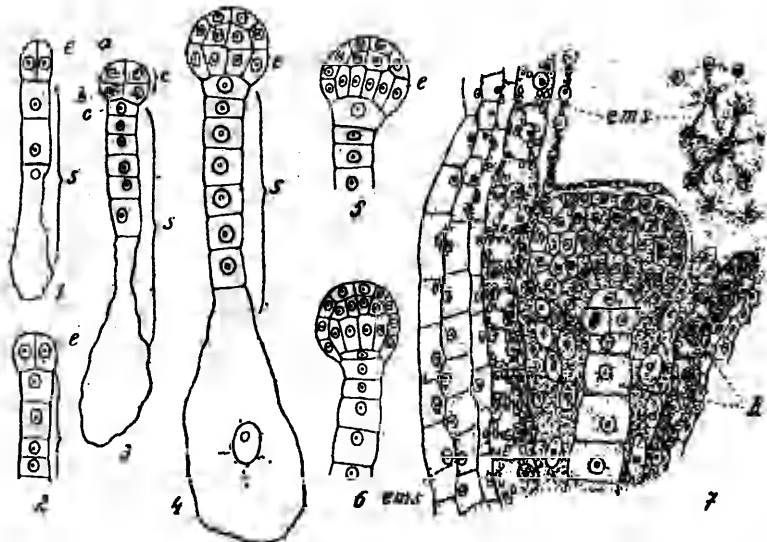


Рис. 557. Развитие зародыша двудольного — *Capsella Bursa pastoris*: 1—7 — послѣдовательныя стадии развитія; s — подвѣсокъ, e и E — зачатокъ зародыша; на фиг. 3 — a и b — клѣтки, изъ которыхъ возникаютъ сѣмядоли и почечка (plumula), c — клѣтка, развивающая впослѣдствіи корень; на фиг. 7 — ems означаетъ содержимое зародышеваго мѣшка. Увел. 400 (по Coulterу и Chamberlain).

вторая надземная сѣмядоля (C_2), сильно отставая отъ первой въ своемъ развитіи, приобретаетъ характеръ перваго низоваго листа перынка. Миссъ Sargent въ доказательство синкотильности единственной сѣмядоли однодольныхъ приводитъ между прочимъ тотъ фактъ, что изъ единственной сѣмядоли многихъ однодольныхъ проходитъ въ черенку сѣмядоли и подсѣмядольное колѣно двойной сосудистоволокнистый пучекъ, указывающій какъ бы на двойную природу этой единственной сѣмядоли, происшедней, по мнѣнію миссъ Sargent, изъ сліянія первоначально двухъ сѣмядолей этихъ растений. Принимая толкованіе Hill'я односѣмядольности

однодольныхъ растений, мы можемъ разсматривать двойной сосудистоволокнистый пучекъ, выходящій изъ сѣмядоли однодольныхъ растений, не какъ доказательство двойной природы этой сѣмядоли, а какъ явленіе расщепленія сосудистыхъ пучковъ, какъ слѣдствіе параллельной нерватуры, свойственной однодольнымъ растеніямъ. У самыхъ низшихъ однодольныхъ, напримѣръ, у вышеупомянутой *Arisaema* (см. рис. 555, 7), изъ сѣмядоли выходитъ въ черешокъ сѣмядоли и подсѣмядольное колѣно всего одинъ простой сосудистоволокнистый пучекъ.

У нѣкоторыхъ видовъ рода *Arum* сосудистоволокнистые пучки сѣмядоли и такъ называемаго перваго листа оба выходятъ ниже перышка, встрѣчаются другъ съ другомъ въ одной горизонтальной плоскости и, сливаясь между собою, образуютъ центральный цилиндръ подсѣмядольнаго колѣна, тогда какъ сосудистоволокнистые пучки слѣдующихъ листьевъ перышка пробѣгаютъ уже иначе. Эти наблюденія вполне подтверждаютъ взглядъ Hill'я на происхожденіе такъ называемой односѣмядольности однодольныхъ растеній.

Такимъ образомъ, по мнѣнію Hill'я, однодольныя произошли изъ двудольныхъ путемъ раздѣленія труда между обѣими сѣмядолями, изъ которыхъ одна метаморфозировалась въ органъ сосущій, въ такъ называемую сѣмядолю однодольныхъ, другая же, наоборотъ, развилась въ хорошо развитой ассимилирующій органъ, въ такъ называемый „первый листъ“, совершенно такимъ же образомъ, какъ это мы видимъ у геофильныхъ видовъ рода *Peperomia*, съ ихъ какъ бы односѣмядольными проростками.

Изслѣдованія Гилля какъ бы противорѣчатъ гипотезѣ миссъ Sargent о происхожденіи одной сѣмядоли однодольныхъ путемъ сліянія ея изъ первоначально заложенныхъ двухъ сѣмядолей. Но, по мнѣнію Лотси, оба случая образованія односѣмядольности могли имѣть мѣсто при выработкѣ типа однодольныхъ растеній изъ двудольныхъ. Одна сѣмядоля однодольныхъ могла получиться результатомъ сліянія двухъ первоначально заложенныхъ сѣмядолей, какъ это доказываетъ миссъ Sargent для многихъ однодольныхъ, въ особенности изъ порядка *Liliiflorae*, въ частности, напримѣръ, для рода *Anemarrhena*, и какъ это несомнѣнно наблюдается у многихъ двудольныхъ, имѣющихъ, однако,

всего одну сѣмядолю, напримѣръ, у *Berberidaceae*, *Picaria* (см. рис. 459, на стр. 468), *Nymphaeaceae* и др.

Но односѣмядность могла возникнуть не однимъ этимъ путемъ, но и путемъ гетерокотиліи, согласно объясненію Гилля. При этомъ можно различать три случая гетерокотиліи:

1) одна сѣмядоля развивается въ высасывающій органъ, остающійся внутри сѣмени, другая же сѣмядоля обращается въ ассимилирующій органъ, какъ это мы видимъ у геофильныхъ видовъ рода *Peperomia*;

2) одна сѣмядоля сильно редуцируется, другая же обращается въ высасывающій органъ, какъ это мы видимъ у *Gramineae*, съ ихъ эпибластомъ и щиткомъ въ сѣмени;

3) одна сѣмядоля остается внутри сѣмени въ качествѣ высасывающаго органа, другая же настолько сильно развивается въ ассимилирующій органъ, что совершенно теряетъ свой сѣмядольный видъ и принимается обыкновенно за первый зеленый листъ перышка, какъ это мы видимъ у многихъ однодольныхъ растений.

На основаніи всего вышеизложеннаго мы можемъ составить себѣ слѣдующее представленіе объ однодольныхъ растеніяхъ и ихъ положеніи въ системѣ покрытосѣменныхъ растений. Дѣленіе покрытосѣменныхъ растений на два класса — однодольныя и двудольныя чисто искусственное. Это дѣленіе м. б. очень практично для чисто классификаціонной цѣли, но оно совершенно не удовлетворяетъ цѣлямъ естественной филогенетической системы. Гораздо естественнѣе раздѣлить всѣ покрытосѣмныя на два класса — протоантофиты и эуантофиты, какъ это я сдѣлалъ на прошлой лекціи.

Сами по себѣ однодольныя представляютъ довольно естественную второстепенную группу эуантофитныхъ растений; но эта группа, филогенетически выводимая изъ протоантофитныхъ растений, едва ли монофилетична, какъ, по моему мнѣнію, не монофилетичны и сами протоантофиты, представляющіе по меньшей мѣрѣ двѣ главныхъ филогенетическихъ линіи развитія; одна изъ этихъ линій — *Monochlamydeae* ведетъ свое начало отъ совершенно неизвѣстныхъ намъ голосѣменныхъ предковъ, корни которыхъ м. б. надо искать въ типѣ древнѣйшихъ палеозойскихъ голосо-

менныхъ, въ кордаитахъ. Одна изъ боковыхъ вѣтвей *Monochlamydeae*, *Piperales* могла дать начало и довольно просто по типу *Monochlamydeae* построеннымъ однодольнымъ — именно, группѣ *Spadiciflorae*, которая, по мнѣнію однихъ авторовъ, образуетъ одинъ всего порядокъ (по мнѣнію Варминга, Веттштейна и др.), по мнѣнію другихъ же авторовъ (напримѣръ, Энглера) въ свою очередь состоитъ изъ нѣсколькихъ самостоятельныхъ порядковъ, а именно: *Pandanales*, *Principes* (см. рис. 550), *Synanthae* и *Spathiflorae*. Во всякомъ случаѣ эта группа однодольныхъ растений весьма естественна и довольно хорошо обособлена отъ остальныхъ однодольныхъ растений.

Другая линія протоантофитныхъ растений — *Polycarpicae* ведетъ свое начало отъ мезозойскихъ голосѣменныхъ типа *Bennettitales* (черезъ гипотетическую группу *Heteriangiospermae*). Черезъ порядокъ *Anonales* *Polycarpicae* филогенетически связываются съ этими мезозойскими голосѣменными, а черезъ порядокъ *Banales* и порядокъ *Helobiae* (см. рис. 534, 537, 538, 539, 540) примыкаютъ они къ настоящимъ однодольнымъ растеніямъ, которыхъ типъ наиболѣе чисто выраженъ въ порядкѣ *Liliiflorae* (см. рис. 532, 533, 542, 543). Порядокъ *Helobiae* можетъ быть еще причисленъ къ протоантофитнымъ растеніямъ, порядки же *Liliiflorae*, *Enantioblastae*, *Glumiflorae* (см. рис. 547, 548, 549), *Scitamineae* (см. рис. 553, 554, 558, 559) и *Gynandrae* (см. рис. 545, 546, 560), составляющіе одну естественную группу типичныхъ однодольныхъ, относятся уже къ классу эуантофитныхъ растений съ характерной для нихъ діаграммой трехчленнаго пятициклическаго цвѣтка.

Новѣйшіе авторы, какъ мы видѣли, рассматриваютъ однодольныя, какъ филогенетически происшедшія отъ двудольныхъ. Однодольныя отдѣлились отъ послѣднихъ въ очень раннія геологическія времена, вѣроятно, въ мезозоѣ, въ началѣ мѣловой эпохи или еще раньше и выработались въ специально приспособившіяся къ геофильному или гидрофильному образу жизни высшія цвѣтковые растенія. Это довольно общепринятое теперь представленіе о происхожденіи однодольныхъ растений я выразилъ бы, съ моей точки зрѣнія, немного лишь иначе. Однодольныя растенія, по моему мнѣнію, филогенетически произошли не отъ двудоль-

ныхъ, а отъ протоантофитныхъ растений. Протоантофитныя же растения, по моему мнѣнью, это такія, которыя совмѣщаютъ въ себѣ признаки



Рис. 558. *Zingiber officinale* Rosc., цѣлое растение, уменьшено: *A* — цвѣтокъ въ естественную величину, *B* — тычинка съ охваченнымъ столбикомъ, *C* — трехраздѣльная губа вѣнчика съ двумя маленькими боковыми стаминодиями, *D* — завязь съ нижней частью столбика и двумя железами, *E* — вершина столбика съ рыльцемъ (по Berg'y и Schwid't'y воспроизведено Luerseп'омъ).

и двудольныхъ, и однодольныхъ растений, а такими и являются, какъ мы видѣли въ течение всего нашего курса, и *Monochlamydeae*, и *Polycarpicae*. Отъ этихъ то протоантофитныхъ растений, по крайней мѣрѣ бифилетически, произошли однодольные растения, отдѣлившись отъ нихъ въ очень раннія геологическія времена, въ началѣ мѣловой эпохи или м. б. даже еще ранѣе, и приспособляясь къ геофильному или гидрофильному образу жизни. Отъ *Monochlamydeae* черезъ *Piperales* произошли *Spadiciflorae*, а отъ *Polycarpicae* черезъ *Ranales* и *Helobiae* произошли всѣ остальные однодольные, съ типомъ *Liliiflorae* въ



Рис. 560. Орхидея — *Anguloa Clowesii* Lindl. съ экземпляра, выращеннаго въ Юрьевскомъ Бот. Саду (по фотографіи П. П. Попова).

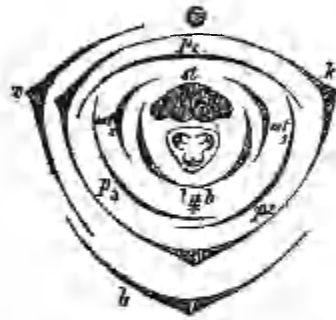


Рис. 559. Диаграмма цвѣтка *Kamperferia ovalifolia* (нрѣ *Scitamineae*): *b*, *p* — кроющіе листья, *k* — чашечка, *p* — лепестки вѣнчика, *lab* — губа, *labellum*, *st* — боковые стаминодіи, *st* — тычинка (по Эйхлеру).

основѣ, какъ типомъ исходнымъ, и завершившись такими сложно устроенными и приспособленными къ совершенному перекрестному опыленію при помощи насѣкомыхъ типами, каковыми являются высшія зигоморфныя однодольныя — *Scitamineae* (см. рис. 553, 554, 558, 559) и въ особенности *Orchideae* (*Gynandrae*) (см. рис. 545, 546, 560). Въ типѣ *Gynandrae* однодольныя достигли высшаго предѣла своего весьма совершеннаго развитія и строенія.

Сама однодольность однодольныхъ не есть, на мой взглядъ, столь важный морфологическій признакъ,

какъ онъ до сихъ поръ разсматривался современными систематиками. Однодольность однодольныхъ растеній, какъ показали изслѣдованія миссъ Sargent, Hill'я и другихъ, могла произойти различными путями, да и самъ по себѣ признакъ этотъ, въ сущности, второстепенный. Нѣсколько большее значеніе имѣетъ для такъ называемыхъ однодольныхъ анатомическое строеніе ихъ стеблей, хотя и оно, это анатомическое строеніе, выводится филогенетически изъ анатомическаго строенія стеблей протоантофитныхъ растеній, какъ показали прекрасныя изслѣдованія миссъ Sargent.

Если мы все же разсматриваемъ однодольныя, какъ одну весьма естественную группу цвѣтковыхъ растеній, то причина тому не односѣмядольность ихъ и не атомическое строеніе ихъ стеблей, а своеобразный трехчленный пятициклическій типъ цвѣтка, лежащій въ основѣ всѣхъ дальнѣйшихъ сложныхъ видоизмѣненій цвѣтовъ этой группы, а равно весьма характерныя и рѣзко выраженныя приспособленія однодольныхъ растеній къ геофильному или гидрофильному образу жизни, результатомъ котораго отчасти является между прочимъ и ихъ односѣмядольность, и своеобразное анатомическое строеніе ихъ стеблей.

Отказывая однодольнымъ въ рангъ цѣлаго самостоятельнаго класса покрытосѣменныхъ растеній, я разсматриваю, однако, большинство изъ нихъ, какъ одинъ изъ подклассовъ класса эуантофитныхъ растеній (см. рис. 610).



Лекція двадцать пятая.

Сростнолепестныя двудольныя — *Sympetalae* или *Metachlamydeae*.

Изучая протоантофитныя растенія — *Monochlamydeae* и *Polycarpicae*, мы видѣли, что они, во-первыхъ, въ организациі своей соединяють частью признаки типичныхъ двудольныхъ, частью однодольныхъ растений, и, во-вторыхъ, мы видѣли, что цвѣты этихъ растеній построены б. ч. по упрощенному типу, сами же они въ организациі своей нерѣдко проявляютъ признаки архаическіе, сближающіе ихъ съ архегоніатными растеніями, по преимуществу съ голосѣмными. Простота строенія цвѣтовъ растеній протоантофитныхъ выражается въ неопредѣленномъ количествѣ органовъ цвѣтка, въ ациклическомъ или гемициклическомъ ихъ расположеніи; если же всѣ органы цвѣтка имѣютъ циклическое расположеніе, то количество цикловъ у нихъ такъ же не фиксировано, какъ и количество органовъ въ циклахъ. У однихъ изъ этихъ протоантофитныхъ растеній органовъ въ каждомъ циклѣ можетъ быть немного, но неопредѣленное еще количество этихъ органовъ выражается въ томъ, что въ представителяхъ одной и той же естественной группы можетъ быть различное количество такихъ органовъ — либо 3, либо 4, либо 5, либо даже немного больше. У другихъ протоантофитныхъ растеній органовъ въ каждомъ циклѣ можетъ быть очень много, въ неопредѣленномъ числѣ. Количество органовъ разныхъ цикловъ цвѣтка далеко не всегда соотвѣтствуетъ другъ другу,

органы разныхъ цикловъ не всегда чередуются другъ съ другомъ, однимъ словомъ, ни законъ кратныхъ отношеній, ни законъ чередованія органовъ не проведенъ еще строго и послѣдовательно въ строеніи цвѣтовъ протоантофитныхъ растений, и мы не можемъ дать общей діаграммы и формулы цвѣтовъ этого класса растений. Къ этому надо прибавить, что б. ч. цвѣты протоантофитныхъ растений актиноморфные съ раздѣльнолистнымъ околоцвѣтникомъ; зигоморфія и сростнолистность околоцвѣтника или тычинокъ если и встрѣчаются, то какъ явленіе болѣе рѣдкое; завязь б. ч. верхняя, рѣже полунижняя или нижняя; очень часто встрѣчается раздѣльнополость цвѣтовъ, и при томъ, на мой взглядъ, какъ явленіе первичное, а опыленіе у формъ болѣе низшихъ вѣтровое, у формъ болѣе высшихъ — при помощи насѣкомыхъ. Протоантофитныя растения довольно хорошо распадаются на двѣ естественныя группы, на два подкласса — *Monochlamydeae* и *Polycarpicae*. Въ составъ *Monochlamydeae* входятъ въ слѣдующей приблизительно филогенетической послѣдовательности порядки (см. рис. 610): *Verticillatae*, *Piperales*, *Spadiciflorae*, *Salicales*, *Garryales*, *Myricales*, *Balanopsidales*, *Leitneriales*, *Juglandales*, *Batidales*, *Julianiales*, *Fagales*, *Urticales*, *Proteales*, *Santalales*, *Polygonales* и *Centrospermae*, т. е. 17 порядковъ, въ составъ же подкласса *Polycarpicae* входятъ порядки: *Anonales*, *Ranales*, *Helobiae*, *Nepenthales*, *Aristolochiales* и *Rhoeadales*, т. е. 6 порядковъ. Многіе изъ порядковъ *Monochlamydeae* весьма мелкіе, состоящіе изъ одного всего семейства, съ однимъ или немногими родами, съ небольшимъ количествомъ видовъ, и тогда съ весьма ограниченными или разрозненными ареалами географическаго распространенія; таковы, на примѣръ, порядки *Verticillatae*, *Garryales*, *Myricales*, *Balanopsidales*, *Leitneriales*, *Batidales*, *Julianiales*, отчасти даже *Salicales* и *Juglandales*, т. е. отъ 7—9 порядковъ олиготипныхъ, представляющихъ, по всей вѣроятности, осколки нѣкогда обильно развитыхъ простѣйшихъ морфологическихъ типовъ цвѣтковыхъ растений. Среди *Polycarpicae* всѣ 6 порядковъ представлены еще и понынѣ разнообразными типами.

Каждый изъ этихъ двухъ подклассовъ, начинаясь формами съ цвѣтами весьма примитивнаго строенія (въ томъ или иномъ отношеніи), ясно показываетъ намъ постепенную

эволюцію своей организаціи, выражающуюся въ усложненіи и улучшеніи строенія различныхъ органовъ растенія, главнымъ образомъ, въ усложненіи цвѣтка, и заканчивается типами съ цвѣтами опредѣленной организаціи, именно, съ цвѣтами, въ которыхъ имѣется опредѣленное количество цикловъ и опредѣленное количество членовъ въ каждомъ циклѣ, а одновременно съ этимъ окончательно вырабатываются въ цвѣтахъ высшихъ протоантофитныхъ растеній законы кратныхъ отношеній и чередованія органовъ. *Monochlamydeae*, начинаясь растеніями съ цвѣтами весьма примитивнаго устройства, заканчиваются такими высшими типами, какъ семейство *Caryophyllaceae* порядка *Centrospermae*, у котораго цвѣтокъ явственнo пятичленный пятициклическій, по формулѣ $K_5 C_5 A_{5+5} G_5$. *Polycarpicae*, также начинаясь въ семействахъ *Magnoliaceae*, *Anonaceae* и др. растеніями съ цвѣтами архаическаго типа, сближающимися по плану своего строенія съ шишками или стробилами вымершихъ простѣйшихъ голосѣмныхъ — *Bennettitaceae*, мезозойской эры, постепенно восходятъ до такихъ типовъ, у которыхъ цвѣты имѣютъ уже вполне опредѣленную организацію. При этомъ, у однихъ изъ высшихъ представителей *Polycarpicae* цвѣты могутъ быть построены по трехчленному типу (*Lauraceae*, *Berberidaceae*, *Helobiae*), у другихъ по двучленному типу (*Papaveraceae*, *Cruciferae*), у третьихъ по пятичленному типу (напримѣръ, у нѣкоторыхъ *Nepenthes* или *Ranunculaceae*). У этихъ высшихъ представителей *Polycarpicae* мы видимъ въ строеніи цвѣтовъ уже ясно выраженные законы кратныхъ отношеній и чередованія органовъ, а равно и б. ч. опредѣленное количество членовъ въ каждомъ кругѣ цвѣтка (2, 3 или 5 членовъ), но количество самихъ круговъ окончательно еще не фиксировано, и въ родственныхъ семействахъ, а даже иногда въ одномъ и томъ же семействѣ число цикловъ въ цвѣткѣ (а иногда и число членовъ въ циклѣ) можетъ быть различное (напримѣръ, у *Papaveraceae* цвѣты могутъ быть двучленные шестициклическіе, у *Cruciferae* двучленные семициклическіе, у *Capparidaceae* двучленные шестициклическіе и т. д.; у *Lauraceae* цвѣты б. ч. трехчленные шести- или семициклическіе, но могутъ быть и дву- или пятичленные, шести- или семициклическіе, у

Berberidaceae часто цвѣты трехчленные семи- или восьмициклическіе, но могутъ быть и двучленные семи- или восьмициклическіе и т. д.).

Всѣ остальные цвѣтковые растенія, а ихъ гораздо больш-

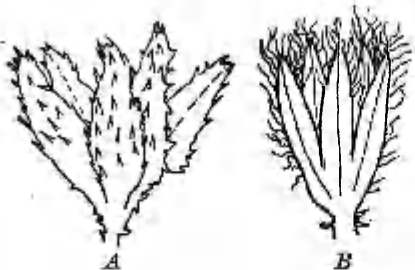


Рис. 561. Чашечка *Caccinia* изъ сем. *Borraginaceae*: А—*C. crassifolia* (Vent.) C. Koch; В—*C. Rauwolfii* C. Koch (по Н. П. Попову).

шее количество не только по числу видовъ и родовъ, но и по числу входящихъ сюда порядковъ, при томъ же порядковъ б. ч. весьма крупныхъ и естественныхъ, составляютъ, по моему мнѣнію, второй весьма естественный классъ антофитныхъ растеній — классъ эуантофитныхъ растеній (*Euanthophy-*

tae). Сюда относятся высокоорганизованныя цвѣтковые растенія съ цвѣтами вполнѣ опредѣленнаго устройства, а именно съ цвѣтами трехчленными пятициклическими, куда относятся 6 порядковъ такъ называемыхъ однодольныхъ растеній (*Liliiflorae*, *Enantioblastae*, *Glumiflorae*, *Cyperales*, *Scitamineae* и *Gynandrae*) и съ цвѣтами пятичленными пятициклическими, куда относится большинство такъ называемыхъ *Dialypetalae*, т. е. свободнолепестныхъ двудольныхъ растеній. Наконецъ, самую высоко развитую группу цвѣтковыхъ растеній образуютъ растенія съ цвѣтами пятичленными четырехциклическими, куда относятся, главнымъ образомъ, *Sympetalae*, т. е. сростнолепестныя двудольныя растенія.

У этихъ послѣднихъ растеній проявляется цѣлый рядъ признаковъ весьма высокой организаци цвѣтка и сложнаго приспособленія его къ перекрестному опыленію при помощи наѣкомыхъ. Формула цвѣтка этихъ высшихъ антофитныхъ растеній выражается такъ: $K_5 C_5 A_5 G_n$, при чемъ болѣею

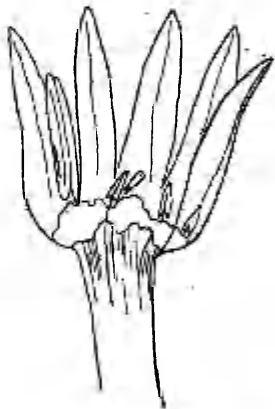


Рис. 562. Типичный вѣнчикъ *Caccinia crassifolia* (Vent.) C. Koch (по Н. П. Попову).

частью чашечка у них сростнолистная (см. рис. 561), вѣнчикъ сростнолепестный (см. рис. 562), одинъ всего кругъ андроцея, чередующійся органами своими съ органами вѣнчика и срастающійся обыкновенно нитями съ трубкой вѣнчика, а гинецей, хотя филогенетически и произошелъ, по всей вѣроятности, изъ пятичленного гинецея (см. діаграмму А, на рис. 563), но редуцированъ большою частью до двухъ расположенныхъ въ медіанной плоскости или рѣже до трехъ плодolistиковъ (см. діаграмму В, на рис. 563). Сѣмяпочки растений этихъ обыкновенно съ однимъ только толстымъ покровомъ

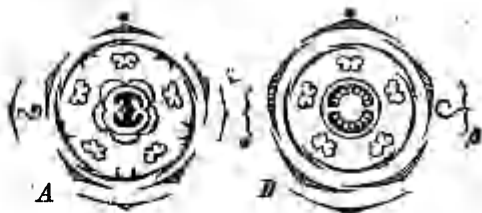


Рис 563. Диаграммы цвѣтовъ: А — *Hydrophyllum virginicum*, В — *Hydrolea spinosa* (по Эйхлеру).

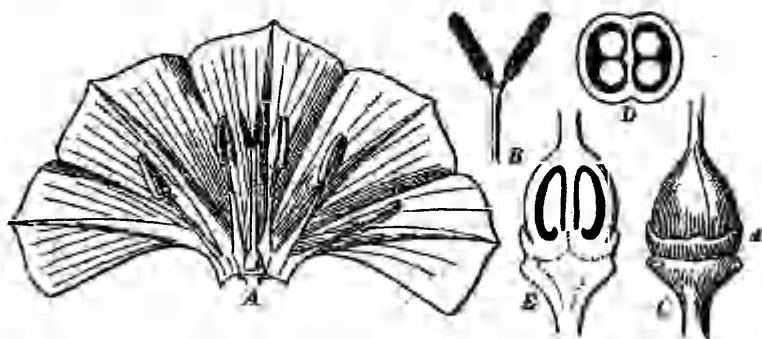


Рис. 564. *Convolvulus scammonia*: А — вдоль разрезанный и распластанный цвѣтокъ, В — конепъ столбика съ двумя рыльцами, С — завязь, D — завязь въ поперечномъ разрѣзѣ, Е — завязь въ продольномъ разрѣзѣ (по Вармингу).

вомъ (integumentum) и съ небольшимъ ядромъ. На первый взглядъ самымъ характернымъ для этого высшаго подкласса цвѣтковыхъ растений является сростнолепестность вѣнчика, почему порядки и семейства, входящіе въ составъ этого высшаго подкласса цвѣтковыхъ растений, объединяются, обыкновенно, подъ общимъ именемъ **Sympetales**, **Monopetales** или **Metachlamydeae**. Спайнолепестность (см. рис. 564, А) вѣнчика, конечно, является

однимъ изъ высшихъ признаковъ развитія цвѣтка, ибо спайнолепестные вѣнчики представляютъ усовершенствованную

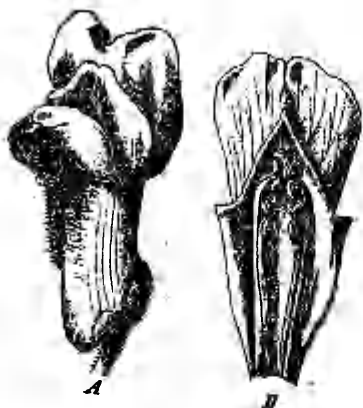


Рис. 565. *Antirrhinum majus* — львиный зѣвъ: А — цвѣтокъ, В — верхняя губа съ четырьмя тычинками (по Вармингу).

защиту внутреннихъ частей цвѣтка, главнымъ образомъ, андроея, отъ неблагоприятныхъ внѣшнихъ условий и лучшее приспособленіе къ перекрестному опыленію. При спайнолепестности гораздо чаще наблюдается переходъ отъ актиноморфіи къ высшему типу цвѣтка — зигоморфіи (см. рис. 565, 566, 567); сама спайнолепестность могла произойти двумя путями — либо вслѣдствіе дѣйствительнаго срастанія лепестковъ своими боковыми краями, либо вслѣд-

ствіе разрастанія общаго основанія вѣнчика. Спайнолепестныя цвѣтковые растенія, въ общемъ, представляютъ типы

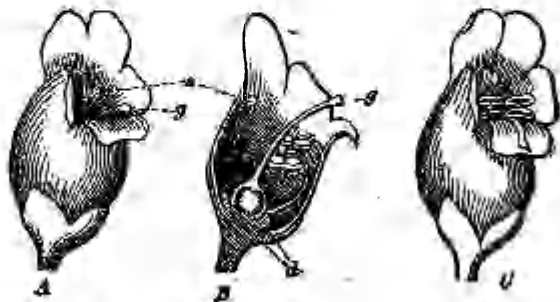


Рис. 566. *Scrophularia nodosa*: А — цвѣтокъ съ созрѣвшимъ рыльцемъ (g); В — тотъ же цвѣтокъ въ продольномъ разрѣзѣ, тычинки еще не созрѣли и отогнуты вовнутрь, d — нектарники, z — стаминодій; С — цвѣтокъ съ созрѣвшими пыльниками (протерогинія) (по Вармингу).

высоко-организованные и б. ч. новѣйшаго происхожденія; геологически типъ этотъ несомнѣнно появился гораздо позднѣе, чѣмъ *Monochlamydeae*, *Polycarpiceae* и такъ называемыя однодольныя растенія. Для этого подкласса весьма характерна бѣдность древесными и кустарными растеніями, полная фиксированность пятичленного четырехциклическаго

цвѣтка (см. рис. 563, 567), часто встрѣчающаяся зигоморфія, различныя усложненія въ кругахъ андроцея и гинецея, частое погруженіе завязи въ торъ и образованіе, слѣдовательно, цвѣтовъ съ нижней завязью. Но самъ по себѣ признакъ спайнолепестности искусственъ, если выдѣлять высшія цвѣтковые растенія въ особый подклассъ линіи на основаніи этого признака, ибо спайнолепестныя цвѣты попадаютъ, въ видѣ исключенія, и среди такъ называемыхъ раздѣльнолепестныхъ. Такъ, между раздѣльнолепестными, въ видѣ исключенія, попадаютъ отдѣльные представители съ спайнолепестными вѣнчиками въ порядкахъ — *Centrospermae* (у *Basellaceae*), *Parietales* (у *Fouquieriaceae*, *Achariaceae*, *Caricaceae*), *Guttiferales*, *Gruinales*, *Celastrales*, *Rosales* (*Crassulaceae*, *Pittosporaceae*), съ другой же стороны, раздѣльнолепестный вѣнчикъ попадаетъ тоже, въ видѣ исключенія, иногда въ порядкахъ, относимыхъ къ спайнолепестнымъ растеніямъ; это явленіе мы наблюдаемъ у нѣкоторыхъ представителей порядковъ *Plumbaginales*, *Bicornes* и *Primulales*. Кромѣ симпеталии, вторымъ важнымъ признакомъ подкласса *Sympetales* считается присутствіе

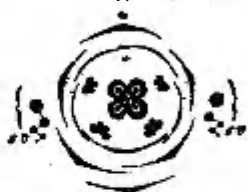


Рис. 567. Диаграмма зигоморфнаго цвѣтка *Labiales*, *Lamium album* L., съ четырьмя тычинками; пятая задняя тычинка атрофировалась; *sv* — завитки въ пазухахъ прицвѣтныхъ листьевъ (по Эйхлеру).

одного всего интегумента у сѣмяпочекъ, тогда какъ сѣмяпочки большинства остальныхъ покрытосѣменныхъ растеній имѣютъ два интегумента, а сѣмяпочки голосѣменныхъ опять таки одинъ всего интегументъ. На первый взглядъ казалось бы, что присутствіе у *Sympetales* одного всего интегумента сближаетъ ихъ съ голосѣменными, т. е. ставить во всякомъ случаѣ сростнолепестныя растенія ниже въ системѣ, чѣмъ растенія раздѣльнолепестныя, съ двумя интегументами въ сѣмени. Но единственный интегументъ сѣмяпочки спайнолепестныхъ морфологически не соответствуетъ единственному интегументу голосѣменныхъ, ибо здѣсь, у спайнолепестныхъ, это, повидимому, не внутренній, а внѣшній интегументъ, внутренній же интегументъ сѣмяпочекъ спайнолепестныхъ совсѣмъ не развивается. Біологическое значеніе этого интегумента еще совершенно не выяснено, какъ не выяснено біологическое значеніе двухъ интегументовъ большинства покрытосѣменныхъ растеній; здѣсь

надо лишь напомнить вамъ, что и у простѣйшихъ *Monochlamydeae* бываетъ иногда всего одинъ интегументъ въ сѣмяпочкѣ, но тамъ это интегументъ внутренній, а не внѣшній, какъ у спайнолепестныхъ, слѣдовательно, гомологичный единственному интегументу голосѣменныхъ. Однако, не всѣ спайнолепестныя обладаютъ однимъ всего интегументомъ сѣмяпочекъ. У *Plumbaginaceae*, *Primulaceae*, *Myrsinaceae*, *Ebenaceae*, *Stryacaceae* и нѣкоторыхъ другихъ сѣмяпочки съ двумя интегументами. Но какъ разъ эти спайнолепестныя растенія обнаруживаютъ особенно близкія филогенетическія отношенія къ различнымъ порядкамъ раздѣльнолепестныхъ



Рис. 568. Диаграмма пятичленного пятициклическаго цвѣтка *Vaccinium*, *Vitis idaea* L. (по Эйхлеру).

растеній (см. рис. 610), а *Plumbaginaceae* имѣютъ м. б. нѣкоторыя филогенетическія отношенія даже къ протоантофитнымъ растеніямъ, именно, къ порядку *Centrospermae*; вмѣстѣ съ тѣмъ именно эти порядки сростнолепестныхъ растеній, имѣющіе два интегумента сѣмяпочекъ, отличаются цвѣтами не четырехциклическими, а пятициклическими, съ двойнымъ андроцеємъ, по формулѣ $K_5 C_5 A_{5+5} G_5$ (см. рис. 568), и морфологически, равно какъ и филогенетически, они ближе стоятъ къ пятичленнымъ пятициклическимъ раздѣльнолепестнымъ двудольнымъ растеніямъ, а не къ пятичленнымъ четырехциклическимъ типамъ, куда относится большинство спайнолепестныхъ.

Вармингъ дѣлитъ весь подклассъ *Sympetalae* на два отдѣла: *Pentacyclicae* и *Tetracyclicae*.

У *Pentacyclicae*, по Вармингу, цвѣты содержатъ 5 равночисленныхъ круговъ, а именно, чашечку, вѣнчикъ, два круга тычинокъ и одинъ кругъ плодолистиковъ (см. рис. 568); но въ большинствѣ случаевъ и у нихъ изъ двухъ тычиночныхъ круговъ одинъ зачаточный или вовсе не развитъ; это часто случается съ кругомъ противочашечныхъ тычинокъ, такъ что тогда развитой кругъ тычинокъ является противовѣнчиковымъ, какъ, напримѣръ, у *Primulaceae* (см. рис. 569). Плодолистиковъ у *Pentacyclicae* бываетъ столько же, сколько и чашелистиковъ, и въ порядкѣ *Bicornes* (или *Ericales*)

плодолистики противостоят лепесткамъ и цвѣтокъ обдипlostемонный (см. рис. 568), въ по-

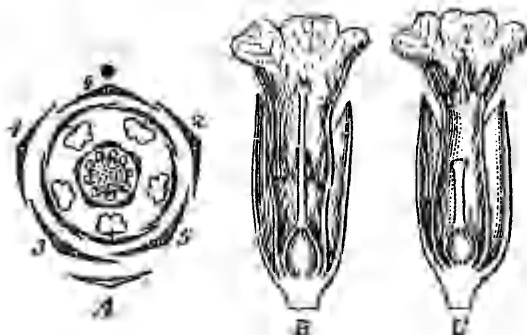


Рис. 569. А — диаграмма цвѣтка *Primula acaulis*, В — продольный разрѣзъ цвѣтка *Primula elatior* съ длиннымъ столбикомъ и короткими тычинками, С — то же, но съ короткимъ столбикомъ и длинными тычинками (гетеростилія) (по Эйхлеру и Прантлю).

рядкахъ же *Primulales* и *Diospyrales* (или *Ebenales*) цвѣтокъ дипlostемонный, и плодолистики противостоятъ чашелисти-

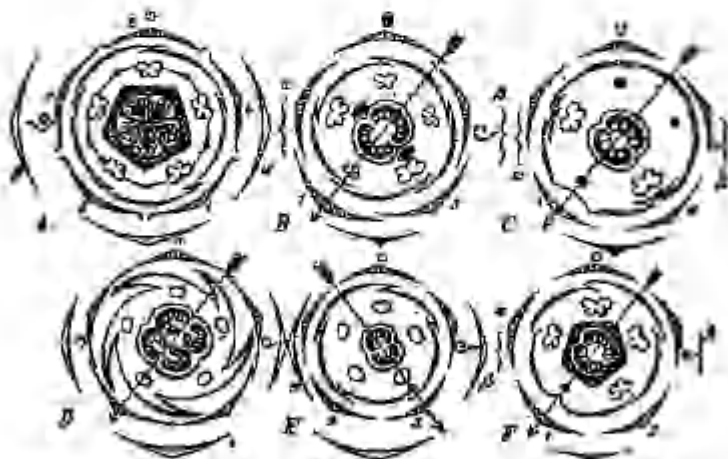


Рис. 570. Диаграммы цвѣтовъ *Solanaceae*: А — *Nicandra physaloides*, В — *Petunia nyctaginiflora*, С — *Schizanthus retusus*, D — *Datura stramonium* — дурманъ, Е — *Hyoscyamus albus* — бѣлена, F — *Salpiglossis sinuata*; стрѣлка указываетъ плоскость симметрии цвѣтка, наклоненную подъ угломъ къ medianной плоскости; въ пазухахъ прицвѣтниковъ (α , β) намѣчены мѣста вѣтвления дихазіевъ или завитковъ (по Эйхлеру).

камъ (см. рис. 569, А). По мнѣнію Варминга, сростнолепестные *Pentacyclicae* представляютъ, повидимому, болѣе

древнѣйшій типъ; они едва ли имѣютъ близкія отношенія къ остальнымъ спайнолепестнымъ растениямъ, но зато обнаруживаютъ филогенетическія отношенія къ различнымъ порядкамъ раздѣльнолепестныхъ (см. рис. 610), иногда сами

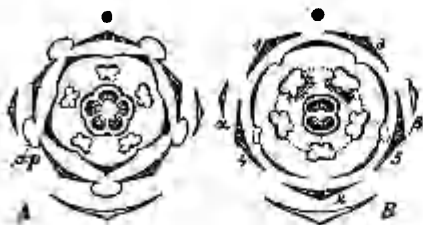


Рис. 571. Диаграммы цвѣтовъ *Campanulaceae*: А — *Campanula medium*, ар — придатки чашечки; В — *Lobelia fulgens*, α , β — прицвѣтники (по Эйхлеру).

имѣютъ вѣнчики раздѣльнолепестные, тычинки, прикрепленныя къ цвѣтоложу (напримѣръ, у *Ericaceae*), а не сросшіяся съ трубкой вѣнчика, сѣмяпочки съ двумя интегументами и цвѣты б. ч. правильные (за малыми лишь исключеніями, напримѣръ, у *Rhododendron* или *Coris*).

Мнѣ кажется, всѣ эти данныя говорятъ за то, что сrostнолепестныя *Pentacyclidae* совершенно искусственно причисляются систематиками къ высшему подклассу цвѣтковыхъ

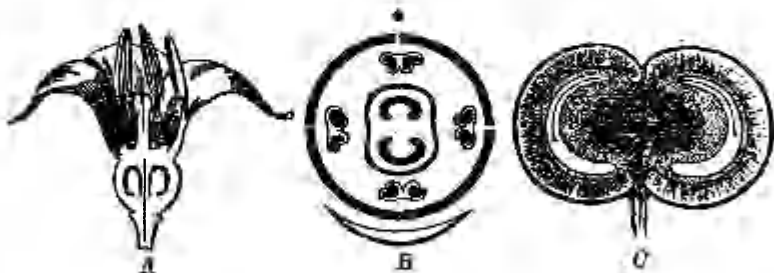


Рис. 572. *Rubia tinctorum*: А — цвѣтокъ въ продольномъ разрѣзѣ, В — диаграмма цвѣтка, С — плодъ въ продольномъ разрѣзѣ (по Baillon).

растений, къ *Sympetalae*. Ихъ лучнѣе присоединить къ эуантофитнымъ растениямъ съ цвѣтами пятичленными пятициклическими. Сюда, по Вармингу, относятся 3 всего порядка — *Bicornes*, *Biospyrinae* и *Primulinae*, а по Веттштейну, сюда относятся первые четыре порядка: *Plumbaginales*, *Bicornes*, *Primulales* и *Biospyrales* (или англескій порядокъ *Ebenales*). Но и эти 3—4 порядка не составляютъ одно естественное цѣлое ни съ морфологической, ни съ филогенетической точки зрѣнія. По мнѣнію Веттштейна, порядокъ *Plumbaginales* филогенетически

непосредственно связывается с порядком *Centrospermae* из класса протоантофитных, из подкласса *Mono-*

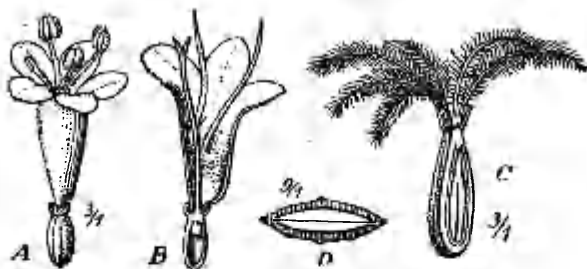


Рис. 573. *Valeriana officinalis*: А — цветок, В — цветок в продольном разрезе, С — плод в продольном разрезе, D — плод в поперечном разрезе (по Носк).

chlamydeae. Порядки *Bicornes* и *Primulales* филогенетически выводятся Ветштейном из порядка *Guttiferales* раздельнолепестных двудольных, а порядок *Diospyrales*, вместе с порядком *Convolvulales*, принадлежащим уже к сростнолепестным *Tetracyclae*, филогенетически связывается Ветштейном с порядком *Gruinales* раздельнолепестных двудольных (см. рис. 541 и 610).

Отдел *Tetracyclae* сростнолепестных цветковых растений представляет довольно естественную группу, в цветок которых только 4 круга, а именно: чашечка, венчик, только один круг тычинок, всегда чередующихся с лепестками, и один круг плодолистиков (см. рис. 570, 571). От второго круга тычинок здесь нет и следа. Плодолистики иногда в числе, равном числу членов других кругов (см. рис. 570, А, 571, А), и тогда они чередуются с тычинками и, следовательно, противостоят

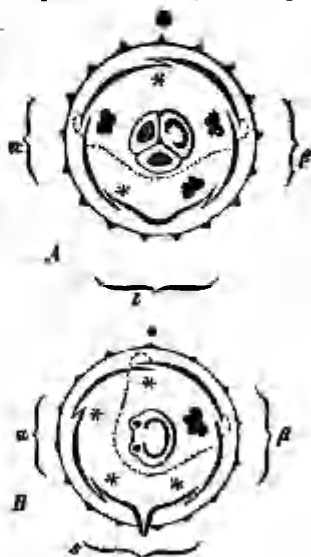


Рис. 574. Диаграммы цветов *Valerianaceae*: А — *Valeriana officinalis*, с тремя тычинками, две атрофированы, В — *Centranthus* с одной тычинкой, четыре атрофированы (по Вармингу).

вые (см. рис. 570, А), но б. ч. въ этомъ отдѣлѣ сростно-
лепестныхъ растений бываетъ всего два срединныхъ (медиан-
ныхъ) плодolistика (см. рис. 571, В). Этотъ отдѣлъ гораздо
обширнѣе перваго, состоитъ изъ многихъ крупныхъ поряд-
ковъ, представляющихъ б. ч. типичныя сростнолепестныя рас-
тения съ однимъ интегументомъ въ сѣмяпочкѣ; здѣсь весьма
часто наблюдаются сильно неправильные, зигоморфные цвѣты,
отлично приспособленные къ перекрестному опыленію при

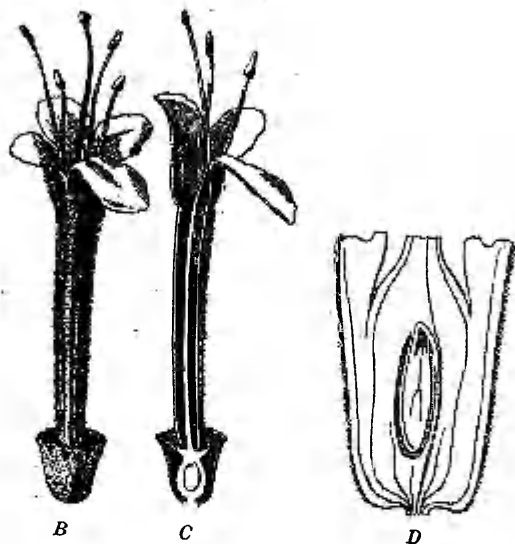


Рис. 575. *Dipsacus fullonum*: В — цвѣтокъ, увеличенный въ 4 раза, С —
цвѣтокъ въ продольномъ разрѣзѣ, D — продольный разрѣзъ черезъ за-
вязь, въ болѣе сильномъ увеличеніи (В, С — по Baillon, D — по
Вармингу).

помощи насѣкомыхъ. У однихъ *Tetracyclicae* цвѣты б. ч. съ
верхней завязью; таковы, по Вармингу, порядки *Tubiflo-
rae*, *Personatae*, *Nuculiferae*, *Contortae*. У другихъ *Tetracyclicae*,
наиболѣе высокоорганизованныхъ, цвѣты съ нижней за-
вязью; это будутъ, по Вармингу, порядки *Rubiales*
(см. рис. 572), *Dipsacales* (см. рис. 575), *Campanulinae* (см.
рис. 571) и *Aggregatae* (см. рис. 578). Ихъ наиболѣе высокая
организация среди всѣхъ цвѣтковыхъ растений выражается,
помимо сростнолепестности, частой зигоморфії цвѣтовъ и
нижней завязи, еще тѣмъ, что число гнѣздъ въ завязи и
число сѣмяпочекъ низведено у нихъ б. ч. до 1 (см. рис. 573,

574), плоды — б. ч. орѣшки или сѣмянки, а цвѣты собраны въ сложныя плотныя соцвѣтія (см. рис. 576, 577, 578).

Такимъ образомъ, по Вармингу, къ *Tetracyclidae* относятся 8 высшихъ порядковъ цвѣтковыхъ растений.

Въ разграниченіи порядковъ высшихъ цвѣтковыхъ растений (эуантофитныхъ) систематики до сихъ поръ не достигли однообразнаго взгляда. Съ одной стороны, близость морфологическаго строешя и однообразіе діаграммъ цвѣтотъ заставляютъ нѣкоторыхъ систематиковъ соединять родственныя порядки въ одинъ; съ другой же стороны, далеко еще окончательно не выясненныя филогенетическія отношенія этихъ порядковъ какъ между собою, такъ и съ порядками низшихъ подклассовъ, дѣлаютъ систематику высшихъ цвѣтковыхъ растеній — эуантофитныхъ весьма трудной и окончательно еще не установленной съ филогенетической точки зрѣшя. Поэтому у Энглера и Веттштейна мы имѣемъ совершенно различное подраздѣленіе высшихъ сростноле-



Рис. 576. *Centaurea* (*Chartolepis*) *Bordzilowsky* *Lopasz.* съ Кавказа, близъ г. Грознаго: А — вѣтвь съ двумя корзинками, а — листочки покрывала, б — листочки покрывала *C. glastifolia* *Cass.* (по А. А. Лоначевскому).

стныхъ растеній группы *Tetracyclidae* на порядки. Мы не будемъ сравнивать здѣсь порядки Варминга съ порядками Энглера и Веттштейна ихъ подкласса *Sympetalae*, но для насъ гораздо интереснѣе выяснить другой вопросъ,

представляютъ ли высшя *Sympetalae* группу однообразную, монофилетическую, или, наоборотъ, полифилетическую.



Рис. 577. *Lappa Palladini* Магс. — лопухъ на лѣсной полянѣ близъ Алагира, на сѣверномъ Кавказѣ (по фотографіи В. В. Марковича).

Мы видѣли уже выше, что *Sympetalae pentacyclicae* представляютъ группу полифилетическую, филогенетически связанную съ различными порядками раздѣльнолепестныхъ

растений. Такое же полифилетическое происхождение приходится, повидимому, приписать и высшимъ *Sympetalae* — *Sympetalae tetracyclicae*. Между отдѣльными порядками *Tetracyclicae* въ большинствѣ случаевъ наблюдаются весьма отдаленныя соотношенія, а съ другой стороны, можно нерѣдко указать весьма ясныя филогенетическія отношенія порядковъ спайнолепестныхъ *Tetracyclicae* къ порядкамъ нижестоящихъ въ системѣ раздѣльнолепестныхъ растеній. Такъ, изъ *Tetracyclicae* съ верхней завязью порядокъ *Convolvulales*, по Веттштейну, филогенетически связанъ съ порядкомъ *Gruinales* раздѣльнолепестныхъ двудольныхъ, порядки *Tubiflorae* и *Contortae* можно выводить изъ порядка *Rosales*, а порядокъ *Ligustrales*, куда принадлежитъ одно лишь семейство *Gleaceae*, можно филогенетически вывести изъ порядка *Celastrales*; порядки *Tetracyclicae* съ ниж-

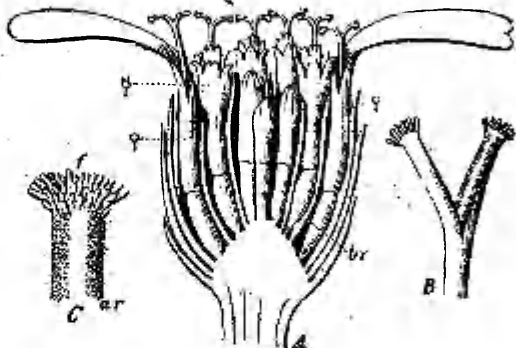


Рис. 578. *Achillea millefolium*: А — корзинка въ продольномъ разрѣзѣ съ женскими (♀) и обоими (♂) цвѣтами и прицвѣтными чешуями (br); В — рыльца и верхняя часть столбика; С — верхняя часть рыльца съ сосочками (ar) и волосками (f) (по Вармингу).

ней завязью, по Веттштейну, филогенетически связываются со слѣдующими порядками раздѣльнолепестныхъ: порядокъ *Rubiales* (см. рис. 572) весьма близокъ къ порядку *Umbelliflorae* (см. рис. 579), а порядокъ *Synandreae* можно филогенетически выводить изъ порядка *Parietales* черезъ семейства *Pouquieriaceae*, *Achariaceae* и *Caricaceae*. По поводу этихъ филогенетическихъ отношеній различныхъ порядковъ *Sympetalae* Веттштейнъ говоритъ совершенно справедливо слѣдующее: „Непосредственное слѣдствие изъ того предположенія, что спайнолепестныя представляютъ полифилетическія группы растений, которыя можно вывести отъ различныхъ группъ раздѣльнолепестныхъ, естественно вело бы къ распредѣленію нѣкоторыхъ ихъ порядковъ на соответствующія мѣста въ системѣ раздѣльнолепестныхъ. Од-

нако, въ настоящее время выводить такое слѣдствіе нельзя, такъ какъ не для всѣхъ порядковъ спайнолепестныхъ выяснено ихъ безспорное соотношеніе къ раздѣльнолепестнымъ; отъ этого сильно пострадала бы наглядность системы. Въ этомъ мѣстѣ слѣдуетъ вспомнить уже нѣсколько разъ сказанное, что вообще невозможно расположить въ линейной системѣ родственныя по происхожденію соотношенія расте-

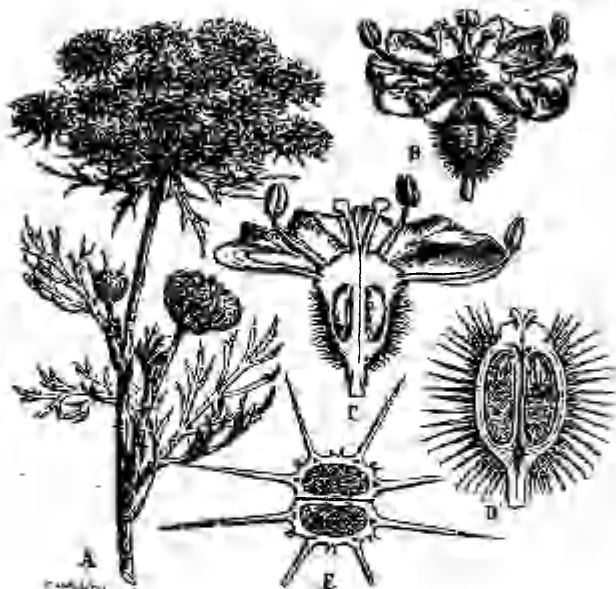


Рис. 579. Морковь — *Daucus carota*: А — верхняя часть стебля съ сложнымъ зонтикомъ, В — цвѣтокъ, С — цвѣтокъ въ продольномъ разрѣзѣ, D — плодъ въ продольномъ и E — поперечномъ разрѣзѣ (по Baillon).

ній, что естественная система во многихъ случаяхъ должна обладать характеромъ компромисса между требованиями наглядности и желаніемъ выразить научныя познанія“.

Я вполне согласенъ съ Веттштейномъ, что распределение порядковъ *Sympetalae* на соответствующія мѣста среди раздѣльнолепестныхъ, согласно ихъ взаимнымъ филогенетическимъ отношеніямъ, въ настоящее время невозможно, но не потому, что такое распределение этихъ порядковъ нарушило бы наглядность системы, а потому, что такое распределение было бы и неестественно. Въ мѣстѣ съ другими современными систематиками, я вполне признаю, что *Sympete-*

talae есть высшій типъ современныхъ цвѣтковыхъ растений, но не всѣ *Sympetalae*, а лишь *Sympetalae tetracyclicae*. Для нихъ характерны слѣдующіе признаки: спайнолепестность вѣнчика, одинъ кругъ тычинокъ, чередующихся съ лепестками вѣнчика, одинъ интегументъ сѣмяпочки и пятичленный четырехциклическій цвѣтокъ. Основнымъ признакомъ этихъ выснихъ цвѣтковыхъ растений является, на мой взглядъ, однако, не спайнолепестность ихъ вѣнчика, а именно пятичленность четырехциклическость ихъ цвѣтовъ. Поэтому изъ

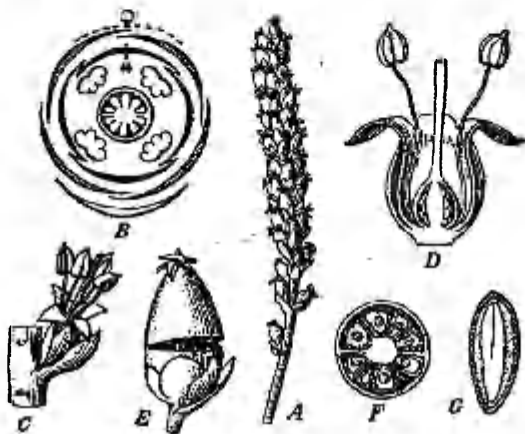


Рис. 580. Подорожникъ — *Plantago major* L. А — соцветіе, В — діаграмма цвѣтка, С — цвѣтокъ, D — цвѣтокъ въ продольномъ разрѣзѣ, E — открывающаяся коробочка, F' — плодъ въ поперечномъ разрѣзѣ, G — сѣмя въ продольномъ разрѣзѣ (по Le Maout и Decaisne).

этой группы выснихъ цвѣтковыхъ растений слѣдуетъ, по моему мнѣнію, исключить *Sympetalae pentacyclicae* (т. е. *Ericales*, *Primulales*, *Plumbaginales* и *Diospyrales*), но зато присоединить къ ней еще порядокъ *Umbelliflorae*, цвѣты которыхъ хотя и раздѣльнолепестные, но типично пятичленные четырехциклическіе, съ нижней завязью и собраны въ многочисленные сложные соцветія, а сѣмяпочки съ однимъ всего интегументомъ (см. рис. 579).

Главная особенность всей этой высней группы цвѣтковыхъ растений — пятичленность четырехциклическость цвѣтка. Иногда, однако, цвѣты у этихъ высшихъ растений бываютъ четырехчленные, а не пятичленные, но обыкновенно диаграмма такихъ четырехчленныхъ четырехциклическихъ цвѣтовъ весьма легко выводится изъ основной пятичленной

четырёхциклической діаграммы, какъ это мы хорошо видимъ, напримѣръ, въ семействѣ *Plantaginaceae* или въ родѣ *Veronica* семейства *Scrophulariaceae*. У *Plantaginaceae* напримѣръ, (см. рис. 580) четырехчленный четырехциклическій цвѣтокъ объясняется такимъ образомъ: онъ произошелъ изъ основного пятичленного четырехциклическаго цвѣтка путемъ атрофіи одного задняго чашелистика, срастанія двухъ заднихъ лепестковъ и атрофіи одной задней тычинки (см. рис. 580, *B*). Аналогичнымъ образомъ выводится, напримѣръ, діаграмма рода *Veronica* изъ пятичленной четырехциклической діаграммы *Scrophulariaceae* (см. рис. 581), при чемъ у *Veronica* атрофируются три тычинки, а не одна.

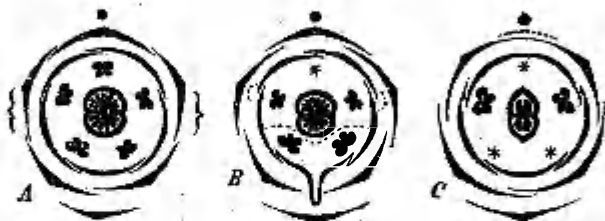


Рис. 581. Діаграммы цвѣтовъ *Scrophulariaceae*: *A* — *Verbascum*, *B* — *Linaria*, *C* — *Veronica* (по Вармингу).

Что касается четырехцикличности цвѣтовъ этой высшей группы цвѣтковыхъ растеній, то четырехцикличность ея весьма постоянна и безъ видимаго слѣда атрофіи внутренняго круга тычинокъ. У *Sympetalae pentacyclicae*, какъ мы видѣли, нерѣдко тоже наблюдается одинъ всего кругъ тычинокъ, другой же кругъ тычинокъ (наружный или внутренній) у нихъ болѣе или менѣе атрофированъ. То же явленіе весьма часто наблюдается и у раздѣльнолепестныхъ двудольныхъ, цвѣты которыхъ въ планѣ пятичленные пятициклическіе, но иногда наблюдается больше круговъ вслѣдствіе расщепленій въ андроцеѣ, иногда же всего четыре круга, вслѣдствіе атрофіи одного изъ круговъ андроцея. Но тамъ, равно какъ и у низшихъ *Sympetalae*, можно, обыкновенно, легко доказать атрофію одного изъ круговъ андроцея и происхожденіе четырехциклическихъ цвѣтовъ изъ пятициклическихъ (напримѣръ, у *Primulaceae*); здѣсь же, у высшихъ цвѣтковыхъ растеній число круговъ четыре окончательно фиксировалось, и нѣтъ и намека на второй кругъ тычинокъ,

а потому мы эти выпія *Sympetalae*, равно какъ и *Umbelliflorae*, считаемъ себя въ правѣ объединить въ одинъ высшій подклассъ цвѣтковыхъ растений и дать ему наименование — *Tetracyclicae*. Въ составъ подкласса *Tetracyclicae*, въ томъ видѣ, какъ я его здѣсь понимаю, входятъ, слѣдовательно, слѣдующіе порядки (порядки я беру въ объемѣ англескихъ порядковъ):

Tetracyclicae съ верхней завязью: *Contortae* (6 сем.), *Tubiflorae* (20 сем.) и *Plantaginales* (1 сем.).

Tetracyclicae съ нижней завязью: *Umbelliflorae* (3 сем.), *Rubiales* (5 сем.), *Cucurbitales* (1 сем.) и *Campanulatae* (6 сем.),

т. е. въ подклассъ *Tetracyclicae* входятъ 7 порядковъ и 42 семейства высшихъ цвѣтковыхъ растений.

Нѣкоторыя изъ входящихъ сюда семействъ отличаются очень большимъ количествомъ видовъ, напримѣръ:

Семейства съ верхней завязью:		Семейства съ нижней завязью:	
<i>Asclepiadaceae</i>	1700 видовъ	<i>Umbelliferae</i>	2600 видовъ
<i>Convolvulaceae</i>	1100 "	<i>Rubiaceae</i>	4500 "
<i>Borraginaceae</i>	1550 "	<i>Campanulaceae</i>	1150 "
<i>Labiatae</i>	3000 "	<i>Compositae</i>	13100 "
<i>Solanaceae</i>	1700 "		
<i>Scrophulariaceae</i>	2600 "		
<i>Gesneriaceae</i>	1100 "		
<i>Acanthaceae</i>	2050 "		

Семейство *Compositae*, съ его 13100 видами, самое крупное семейство на всемъ земномъ шарѣ. Къ нему по количеству видовъ приближается лишь семейство *Leguminosae* изъ раздѣльнолепестныхъ двудольныхъ съ 12000 видами. Среди однодольныхъ ему соотвѣтствуетъ семейство *Orchidaceae*, насчитывающее въ себѣ до 7200 видовъ; нѣкоторыя семейства однодольныхъ тоже весьма полиморфны, напримѣръ:

Семейство <i>Palmae</i>	имѣетъ до 1200 видовъ.
" <i>Liliaceae</i>	" " 2600 "
" <i>Cyperaceae</i>	" " 2600 "
" <i>Gramineae</i>	" " 4000 "
" <i>Grehidaceae</i>	" " 7200 "

Галлѣе филогенетически выводитъ всѣ высшія цвѣтковыя растенія, причисляемыя обыкновенно къ подклассу *Sympetalae*, непосредственно изъ *Saxifragaceae*, но причисляетъ къ нимъ такъ же, какъ это дѣлаю и я здѣсь, *Umbelliflorae*. Филогенетическія отношенія порядковъ подкласса *Sympetalae* къ порядкамъ раздѣльнолепестныхъ растеній Галлѣе изображаетъ въ схемѣ своей (см. рис. 606), которая представлена вамъ будетъ на слѣдующей лекціи (см. также рис. 396, на стр. 400).

Лекція двадцать шестая.

Свободнолепестныя двудольныя — *Dialypetalae*.

Самой трудной въ филогенетическомъ отношеніи группой высшихъ цвѣтковыхъ растений (эуантофитныхъ растений) являются раздѣльнолепестныя двудольныя растенія (*Dialypetalae*). Среди этой группы цвѣтковыхъ растений имѣется цѣлый рядъ естественныхъ порядковъ, состоящихъ б. ч. изъ значительнаго количества семействъ; одни изъ этихъ семействъ или даже порядковъ имѣютъ еще б. и. м. примитивно построенные цвѣты, которые филогенетически можно связать съ тѣми или

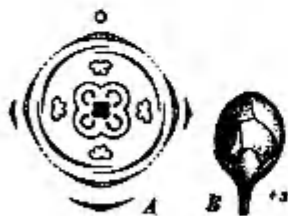


Рис. 583. *Ilex aquifolium*: А — діаграмма цвѣтка, В — цвѣточная почка (по Эйхлеру и Кронфельду).



Рис. 582. Диаграмма цвѣтка *Coriaria myrsifolia*, какъ примѣръ типичной діаграммы свободнолепестныхъ двудольныхъ съ пятичленными пятициклическими цвѣтами (по Эйхлеру).

другими группами протоантофитныхъ цвѣтковыхъ растений; другія семейства или даже отчасти порядки, далѣе восходя въ системѣ и совершенствуясь строеніемъ своихъ цвѣтовъ, обнаруживаютъ филогенетическія связи съ высшими цвѣтковыми растеніями — *Sympetalae* или *Tetracyclae*. Общій характеръ цвѣтка всѣхъ этихъ порядковъ выражается формулою $K_5 C_5 A_{5+5} \overline{O}_5$, т. е., въ планѣ, въ основѣ, цвѣтокъ этихъ растений пятичленный пятицикли-

ческий, съ двумя кругами андроецъ и съ законами кратныхъ отношеній и чередованія органовъ (см. рис. 582). Но основной планъ этотъ претерпѣваетъ нерѣдко значительныя измѣненія, указывая тѣмъ самымъ либо на филогенетическую близость растений этихъ къ протоантофитнымъ растениямъ, либо, наоборотъ, на филогенетическую связь ихъ съ высшими сроснолепестными *Tetracyclicae*.

Измѣненія въ основной пятичленной пятициклической диаграммѣ цвѣтка этихъ растений, которые мы будемъ называть *Dialypetalae* или *Pentacyclicae*, заключаются въ слѣдующемъ. Иногда цвѣты бываютъ не пятичленные, а четырехчленные (см. рис. 583). Иногда цвѣты ихъ бываютъ четырехциклические, съ однимъ лишь кругомъ андроецъ, но тогда можно б. ч. доказать, что другой кругъ андроецъ атрофировался (см. рис. 584, 585). Иногда андроецъ бываетъ многочленный и болѣе, чѣмъ дву-



Рис. 584. Диаграмма цвѣтка *Linum usitatissimum* (по Baillon).

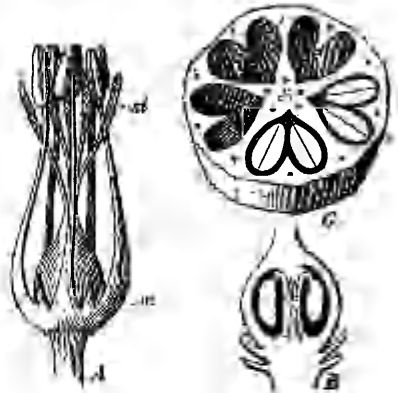


Рис. 585. *Linum usitatissimum*: А — гинецей и андроецъ цвѣтка, В — завязь въ продольномъ разрѣзѣ, С — коробочка въ поперечномъ разрѣзѣ (по Вармингу).

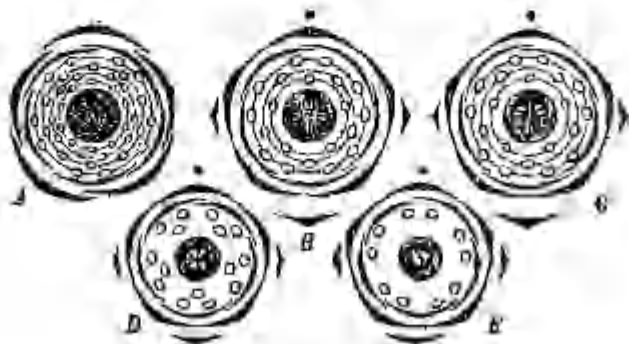


Рис. 586. Диаграммы цвѣтовъ нѣкоторыхъ *Pomoidae*: А — *Mespilus germanica*, В — *Pirus communis*, С — *Pirus domestica*, D — *Raphiolepis indica*, Е — *Mespilus coccinea*, но завязь по типу *M. monogyna* (по Эйхлеру).

циклическій, но въ этихъ случаяхъ многочленный или многоциклическій андроцей (см. рис. 586) обязанъ своимъ происхожденіемъ явленіямъ расщепленія первоначально заложенного пятичленного двуциклическаго андроеца. Гинецей во многихъ случаяхъ бываетъ пятичленнымъ, но иногда онъ редуцируется до трехъ, до двухъ, и даже до одного всего плодolistика (см. рис. 586). Цвѣты чаще актиноморфные, но бываютъ и зигоморфные, напримѣръ, въ семействахъ *Papilionaceae*, *Violaceae* (см. рис. 589),

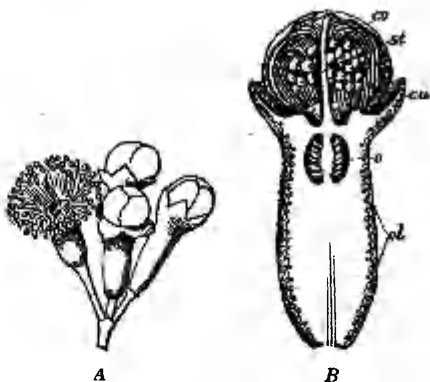


Рис. 587. *Eugenia caryophyllata*: A — цвѣты въ естественную величину, B — цвѣточная почка въ увеличенномъ видѣ, въ продольномъ разрѣзѣ (по Niedenzu).

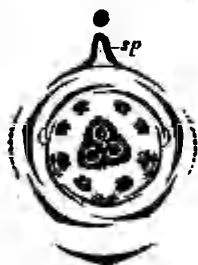


Рис. 588. Диаграмма *Tropaeolum majus*; sp — шпорецъ (по Эдхлеру).

Tropaeolaceae (см. рис. 588), *Polygalaceae* и др. Завязь б. ч. верхняя или полунижняя; у высшихъ типовъ этого подкласса она нижняя (см. рис. 587). Вѣнчикъ б. ч. свободнолепестный, но иногда бываетъ и б. и. м. спайнолепестный, какъ среди отдѣльныхъ представителей типично раздѣльнолепестныхъ семействъ или порядковъ, такъ и у высшихъ порядковъ

этого подкласса, относимыхъ Вармингомъ къ *Sympetalae pentacycliae*;

на прошлой лекціи мы видѣли, что порядки эти — *Ericales*, *Primulales*, *Plumbaginales* и *Ebenales*, по строенію своему ближе стоятъ къ раздѣльнолепестнымъ растеніямъ, чѣмъ къ типичнымъ спайнолепестнымъ растеніямъ. Сѣмяпочки у огромнаго большинства представителей этого подкласса съ двумя интегументами, хотя въ этомъ отношеніи замѣчаются и исключенія; напримѣръ, одинъ интегументъ наблюдается у *Loasaceae*, *Saxifragaceae*, *Limnanthaceae*.



Рис. 589. Диаграмма фалки — *Viola* (по Вармингу).

Мы видѣли на одной изъ предыдущихъ лекцій, что Галлье подъ именемъ *Proterogenen* объединяетъ тѣ порядки простѣйшихъ покрытосѣменныхъ растений, которыя мы называли *Polycarpicae*, а именно порядки *Anonales*, *Piperales*, *Ra-*



Рис. 590. *Rodgersia tabularis* Комarov — одинъ изъ древнѣйшихъ типовъ сем. *Saxifragaceae*, растущій въ Манчжуріи (по фотографіи П. П. Попова съ растенія, выращеннаго Я. Я. Мушинскимъ изъ сѣмянъ В. Л. Комарова въ Юрьевскомъ Ботаническомъ Саду).

nales, *Nepenthales*, *Aristolochiales*, *Rhoeadales* и *Hamamelidales*. *Proterogenen* Галлье ведетъ отъ *Bennettitales*, а изъ *Proterogenen*, именно изъ порядка *Ranales*, выводитъ онъ филогенетически однодольныя растенія (*Monocotyledoneae*). Всѣ же остальные двудольныя растенія Галлье выводитъ монофилетически изъ своихъ *Proterogenen*, т. е., иначе говоря, изъ

Polycarpicae, черезъ порядокъ *Anonales*, въ частности, отъ *Magnoliaceae*, или черезъ порядокъ *Hamamelidales*. Отъ этихъ



Рис. 591. Продольный разръзъ цвѣтка *Saxifraga granulata* (по Вармингу).



Рис. 592. Диаграммы цвѣтовъ *Saxifraga*: А — *Saxifraga granulata*, В — *S. sarmentosa*; d — дискъ (по Эйхлеру).

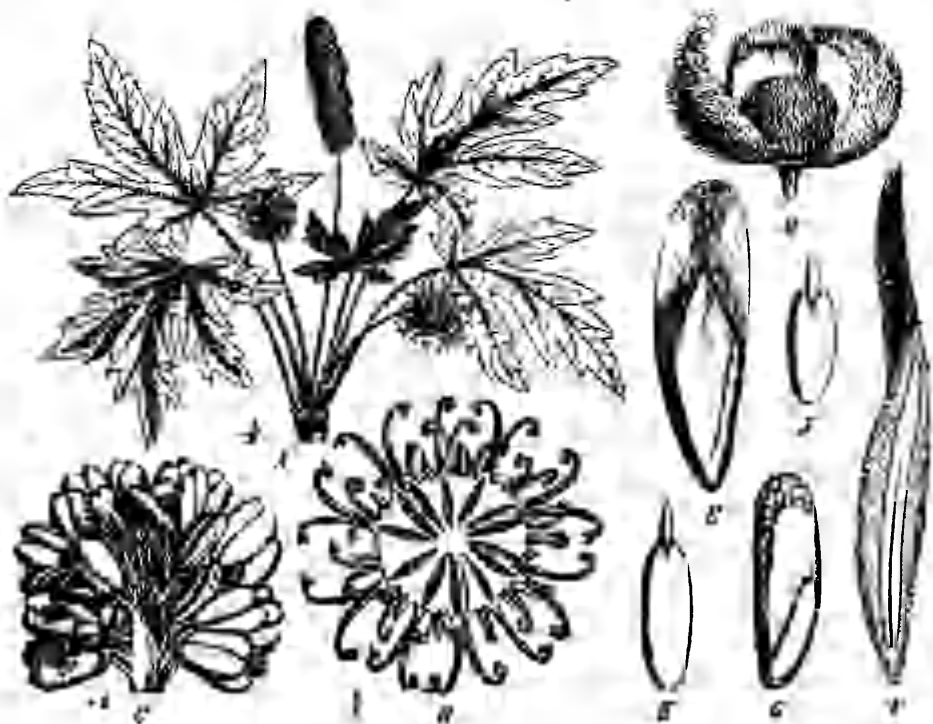


Рис. 593. *Liquidambar*: А — вѣтвь *L. orientale*; В — мужское соцветіе *L. styraciflua* var. *mexicanum*, окруженное листьями обертки (передній листъ срѣзанъ); С — продольный разръзъ мужского соцветія; D — поперечный разръзъ женского соцветія; E — зрѣлое сѣмя (со спинки) и F — въ продольномъ разръзѣ *L. styraciflua*; G — зрѣлое сѣмя *L. styraciflua* var. *macrophyllum*, прилегающее къ конглютинату незрѣлыхъ сѣмянъ; H — зародышъ того же растенія; I — зародышъ *L. styraciflua* var. *mexicanum* (по Niedenzu и Oerstedt).

двухъ порядковъ, *Anonales* или *Hamamelidales*, по мнѣнію Галлье, имѣются довольно близкія филогенетическія отношенія къ центральному порядку всѣхъ высшихъ двудольныхъ растений, именно, къ порядку *Rosales* и, въ частности осо-



Рис. 594. *Platanus occidentalis* L. — платанъ: *a* — мужское соцветіе, *b* — женское соцветіе.

бенно къ семейству *Saxifragaceae*; отъ этого то семейства *Saxifragaceae* (см. рис. 590, 591 и 592) и производитъ филогенетически Галлье всѣ раздѣльнолепестныя и спайнолепестныя двудольныя растения, которые онъ объединяетъ въ одну большую группу *Saxifragenen*, высшихъ двудольныхъ

растений, противопоставляя группу эту своимъ *Proterogenen* или низшимъ двудольнымъ растеніямъ. Мы видѣли уже на прошлой лекціи, какимъ образомъ связываетъ Галлье съ типомъ *Saxifragaceae* самыя высшія двудольныя растенія, спайнолепестныя; онъ выводитъ большинство порядковъ спайнолепестныхъ, какъ *Sympetalae pentacyclicae*, такъ и *Sympetalae tetracyclicae* непосредственно изъ *Saxifragaceae*, ставя при томъ же послѣднія выше всѣхъ остальныхъ порядковъ двудольныхъ растений. Но отъ тѣхъ же *Saxifragaceae* ведетъ Галлье начало и всѣхъ порядковъ раздѣльнолепестныхъ двудольныхъ расте-



Рис. 595. Женскій цвѣтокъ *Platanus orientalis* безъ чашечки (по Веттштейну).



Рис. 596. Цвѣтокъ *Parrotia persica* (по Bot. Magaz.).

ній, которыя, однако, за исключеніемъ *Umbelliflorae*, занимаютъ у него въ системѣ болѣе низкое положеніе, чѣмъ сростнолепестныя растенія.

Связующимъ звеномъ между *Saxifragaceae* и *Polycarpicae* (или *Proterogenen*), по Галлье, являются *Magnoliaceae* и небольшой порядокъ *Hamamelidales*.

Этотъ порядокъ *Hamamelidales* состоитъ изъ двухъ всего небольшихъ семействъ—*Hamamelidaceae* (см. рис. 593, 596,

597) и *Platanaceae* (см. рис. 594, 595), которыя, по мнѣнію Галлье и другихъ систематиковъ, родственны съ *Magnoliaceae* и имѣютъ въ строеніи цвѣтовъ своихъ частью признаки примитивныя, сближающіе ихъ съ протоантофитными растеніями, частью признаки такіе, которые указываютъ на родство этого порядка съ порядкомъ *Rosales*.

Hamamelidales — это древесныя ра-

стенія, свойственныя тропическимъ и внѣтропическимъ областямъ, въ особенности Азіи, а также приатлантическимъ штатамъ Сѣверной Америки и Южной Африкѣ. Большинство систематиковъ относятъ *Hamamelidaceae* (см. рис. 593) и *Platanaceae* (см. рис. 594) къ порядку *Rosales*, гдѣ они, однако, несмотря на сходство въ строеніи гинецея, стоятъ совершенно особнякомъ. *Hamamelidales* — типъ несомнѣнно весьма древ-



Рис. 597. Цвѣтокъ *Hamamelis virginiana* (по Baillon).

ній; въ строеніи ихъ цвѣтовъ (см. рис. 595, 596, 597) обнаруживается столько первичныхъ признаковъ, что нѣкоторые ботаники (напримѣръ, Веттштейнъ) сближаютъ ихъ даже съ *Monochlamydeae*, въ частности съ *Urticales*, и принимаютъ *Hamamelidales* за исходный древнѣйшій типъ для порядка *Rosales* и для *Polycarpicae*. Особенности *Hamamelidales*, какъ очень древнему типу, соответствуетъ и то, что нынѣ живущія формы ихъ очень сильно отличаются другъ отъ друга. Въ ископаемомъ состояніи *Hamamelidales* извѣстны съ древнѣйшихъ временъ. Такъ, напримѣръ, родъ *Platanus* (см. рис. 594) извѣстенъ въ ископаемомъ состояніи со временъ мѣлового періода. Цвѣты у *Hamamelidales* (см. рис. 595, 596, 597) безъ околоцвѣтника, или съ простымъ околоцвѣтникомъ, или съ двойнымъ околоцвѣтникомъ, однополые или обоеполые, приспособленные то къ вѣтровому опыленію, то къ опыленію при помощи простѣйшихъ наѣкомыхъ. Плодолистиковъ въ каждомъ цвѣткѣ б. ч. 2, рѣже 1 или большее число, гинецей апокарпный или синкарпный, въ каждомъ гнѣздѣ завязи отъ одной до многихъ висячихъ сѣмяпочекъ. Цвѣты собраны въ густыя или шарообразныя соцвѣтія (см. рис. 593, А, В, С, D, рис. 594, а, б) и очень разнообразнаго строенія. *Hamamelidales* совмѣщаютъ въ себѣ признаки и *Monochlamydeae*, и *Polycarpicae*, и *Rosales*; это типичный переходный вымирающій порядокъ, обнаруживающій филогенетическія отношенія въ разныя стороны и не имѣющій потому опредѣленнаго мѣста въ системѣ; одни ботаники относятъ порядокъ этотъ къ *Polycarpicae*, другіе къ *Monochlamydeae* или ставятъ его на границѣ между *Monochlamydeae* и *Dialypetalae*, третьи причисляютъ его уже къ типичнымъ раздѣльнолепестнымъ двудольнымъ растениямъ и соединяютъ съ порядкомъ *Rosales* (напримѣръ, Энглеръ). По Солередеру, филогенетическія отношенія *Hamamelidales* выражаются слѣдующей схемой (см. рис. 598):

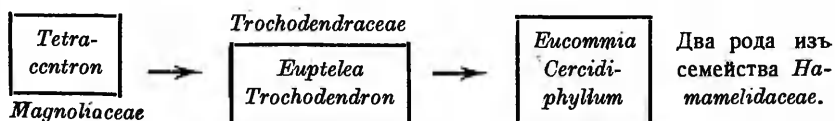


Рис. 598. Схема филогенетическаго происхожденія *Hamamelidales* (по Солередеру).

Какъ бы то ни было, куда бы мы ни относили этотъ небольшой, но по своимъ свойствамъ вполне переходный и весьма древнй порядокъ — *Hamamelidales*, онъ очень важенъ для

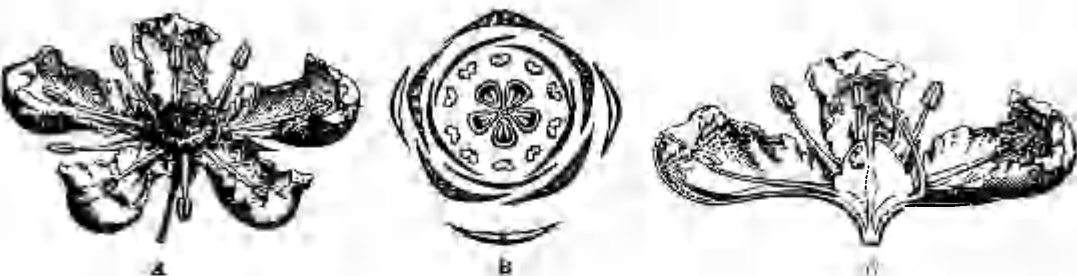


Рис. 599. *Ruta graveolens* L. А — цвѣтокъ, В — диаграмма цвѣтка, С — цвѣтокъ въ продольномъ разрѣзѣ (по Эйхлеру).

насъ въ томъ смыслѣ, что непосредственно ведетъ насъ отъ протоантофитныхъ растений къ одному изъ центральныхъ порядковъ раздѣльнолепестныхъ двудольныхъ растений, къ порядку *Rosales*, въ частности, къ семейству *Saxifragaceae*. Отъ типа *Saxifragaceae* выводитъ Галлье далѣе порядокъ или типъ *Terebinthales* (см. рис. 606 и 610), куда принадлежатъ, напримѣръ, семейства *Rutaceae* (см. рис. 599), *Terebinthaceae* и другія, и къ которымъ, въ смыслѣ типа упрощеннаго, причисляетъ онъ и



Рис. 600. *Aesculus hippocastanum* L.: цвѣтокъ, П — рыльце (по Кернеру).

сережкоцвѣтныя однопровные растения (*Myricales*, *Juglandales*, *Fagales* и т. д.), которыя мы относили, какъ вы, конечно, хорошо помните, къ первичнымъ цвѣтковымъ растениямъ, къ отдѣлу *Monochlamydeae*.

Отъ тѣхъ же *Terebinthales* производитъ Галлье въ разныя стороны порядки *Celastrales*, *Rhamnales* и *Aesculinae* (см. рис. 600 и 601), а какъ болѣе высшй типъ раздѣльнолепестныхъ двудольныхъ съ нижней завязью, имѣющихъ корни свои все въ тѣхъ же *Saxifragaceae*, Галлье причисляетъ сюда же и порядокъ *Myrtiflorae* (см. рис. 602, 609).



Рис. 601. *Aesculus hippocastanum* L.: диаграмма цвѣтка и соцвѣтія (по Эйхлеру).

Другую группу раздѣльнолепестныхъ двудольныхъ, выводимыхъ Галлѣе все изъ тѣхъ же *Saxifragaceae*, составляютъ цѣлый рядъ порядковъ, которые начинаются, по Галлѣе,

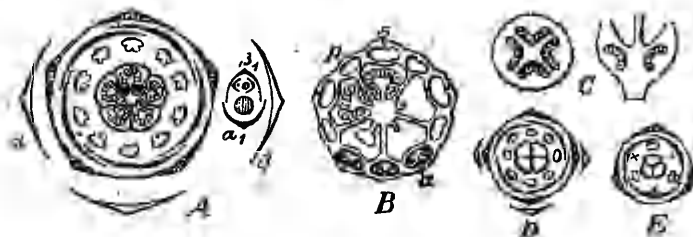


Рис. 602. *Myrtaceae*: A—B — *Tibouchina*; A — диаграмма цвѣтка и соцвѣтїя; B — поперечный разрѣзъ цвѣточной почки на половинѣ высоты завязи, s — мѣсто прикрѣпленія чашелистика, p — мѣсто прикрѣпленія лепестковъ, a — поперечный разрѣзъ черезъ пыльники тычиночекъ; C — *Kibesnia*, поперечный и продольный разрѣзъ завязи; D — *Rhezia virginica*, диаграмма четырехчленного цвѣтка; E — *Cassebeeria*, диаграмма трехчленного цвѣтка (по Le Maout, Decaisne и Эйхлеру).

порядкомъ *Guttiales*, съ семействами *Ternstroemiaceae*, *Ochnaceae*, *Guttiferae* и др. Отъ порядка *Guttiales* выводитъ Галлѣе, въ качествѣ боковыхъ вѣтвей своей схемы, порядки *Columniferae* (съ семействами *Stercutiaceae* и др. и, какъ конечный

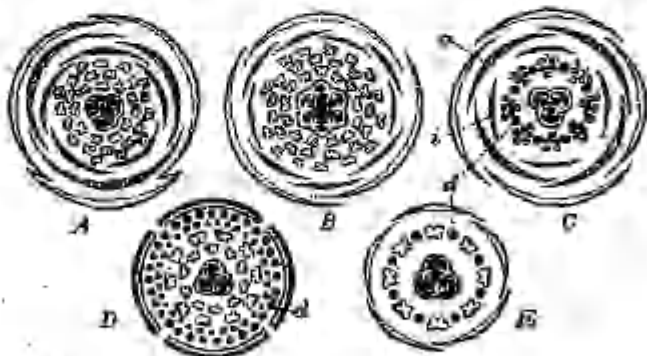


Рис. 603. Диаграммы цвѣтовъ *Flacourtiaceae*: A — *Pyramidocarpus Blackii*, B — *Carpotroche brasiliensis*, C — *Dissomeria crenata*, D — *Abbatia tomentosa*, E — *Casearia oblongifolia*; a — наружные, i — внутренние листья цвѣточного покрова, d — придатки диска (по Эйхлеру и Варбургу).

типъ, съ цвѣтами весьма упрощенными, но собранными б. ч. въ сложныя соцвѣтїя — семейство *Euphorbiaceae*), *Polygalinae* (съ семействомъ *Polygalaceae*), а въ качествѣ главной вѣтви порядкомъ *Peroniferae* (соотвѣтствуетъ порядку *Parietales* другихъ авторовъ); въ этомъ порядкѣ среди многочисленныхъ

его семействъ имѣется небольшое семейство *Flacourtiaceae* (см. рис. 603 и рис. 438, на стр. 447). Отъ этого семейства, въ качествѣ типа регрессивнаго, упрощеннаго, производитъ Галлье семейство *Salicaceae*, а въ качествѣ типа прогрессивнаго порядокъ *Gruinales*, съ семействами *Geraniaceae*, *Oxalidaceae* (см. рис. 604 и 605), и др. Наконецъ, изъ *Gruinales*, какъ высшій типъ раздѣльнолепестныхъ двудольныхъ, производитъ Галлье семейство *Caryophyllaceae* и вообще порядокъ *Caryophyllinae*. Вы помните, конечно, хорошо, что я, согласно воззрѣнью большинства современныхъ систематиковъ, относилъ семейство *Caryophyllaceae* и весь порядокъ *Centrospermae* къ подклассу *Monochlamydeae* протоантофитныхъ растений и раз-

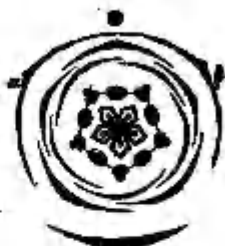


Рис. 604. Диаграмма цвѣтка *Oxalis acetosella* L. (по Энглеру).

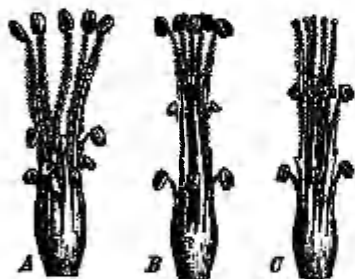


Рис. 605. *Oxalis gracilis*. Андроей и гинеей; гетеростилія: *A* — съ короткими столбиками, *B* — съ столбиками средней длины, *C* — съ длинными столбиками (по Hildebrand'y).

сма тривалъ его, какъ высшій типъ этихъ простѣйшихъ растений.

Изложенная здѣсь схема филогенетическаго родства раздѣльнолепестныхъ двудольныхъ растений заимствована изъ сочиненія Hallier о родѣ *Juliania*, о которомъ я вамъ уже говорилъ на одной изъ прежнихъ лекцій. Этой филогенетической схемѣ Галлье нельзя не отказать въ стройности и послѣдовательности въ прове-

деніи идеи монофилетическаго развитія цвѣтковыхъ растений. Галлье стремится всѣ цвѣтковые растения вывести изъ одного прототипа — *Bennettitales* и въ явленіяхъ то постепеннаго усложненія, то постепеннаго вновь упрощенія, подѣ влияніемъ возврата къ анемофилии, онъ ищетъ одинъ общій путь филогенетическаго развитія всѣхъ цвѣтковыхъ растений. Изложенныя здѣсь вкратцѣ филогенетическія соображенія Галлье относительно развитія раздѣльнолепестныхъ и спайнолепестныхъ цвѣтковыхъ растений можно избразить слѣдующей схемой (см. рис. 606):

Но я лично не могу въ нѣкоторыхъ пунктахъ согласиться какъ съ этой, такъ и съ другими аналогичными схемами развитія цвѣтковыхъ растеній, предлагаемыми Галлѣе. Галлѣе въ цѣломъ рядѣ своихъ сочиненій затрагиваетъ интересные вопросы филогеніи цвѣтковыхъ растеній. Въ работахъ его, вышедшихъ ранѣе появленія въ свѣтъ его работы о *Juliania*, имъ даны были хотя аналогичныя, но все же инныя схемы развитія цвѣтковыхъ растеній. „Dem Hallierschen System“, говоритъ Лотси въ своихъ лекціяхъ, „kann sicher nicht der Vorwurf zu grosser Starrheit gemacht werden; es wird von seinem emsig tâtigen Urheber entsprechend seinen Forschungen fortwâhrend geändert, und ich glaube, dass Hallier, dessen Bemühungen ich hoch schätze und dessen grosse Kenntnisse der Angiospermen weit über die meinigen hervorrâgen, gut tun und auch mehr Anerkennung für seine Bestrebungen finden würde, wenn er keine weiteren Aenderungen darin anbrächte, bevor seine Forschungen zu einem gewissen Abschluss gekommen sind“¹⁾.

Въ этомъ благожелательномъ, хотя и нѣсколько ироническомъ совѣтѣ Лотси по адресу Галлѣе, Лотси, однако, на мой взглядъ, вдвойнѣ не правъ. Не правъ онъ потому, что самъ при распредѣленіи матеріала для своихъ лекцій онъ немало пользуется идеями Галлѣе и слѣдуетъ ему; не правъ Лотси и потому еще, что выясненіе филогенетическихъ отношеній различныхъ группъ цвѣтковыхъ растеній, въ особенности высшихъ цвѣтковыхъ растеній, представляетъ до сихъ поръ настолько трудную и сложную задачу, что каждая попытка составить болѣе детальную филогенетическую схему цвѣтковыхъ растеній не можетъ быть иначе разсматриваема, какъ попытка, нуждающаяся въ дальнѣйшемъ еще во многихъ и многихъ измѣненіяхъ

1) „Систему Галлѣе нельзя, конечно, упрекнуть въ слишкомъ большой неподвижности; она постоянно перерабатывается ея кропотливо-работающимъ основателемъ, согласно его дальнѣйшимъ изслѣдоваціямъ; но я думаю, что Галлѣе, котораго стремленія я высоко цѣню, и котораго знанія покрытосѣменныхъ растеній значительно превышаютъ мои собственныя познанія въ этомъ отношеніи, сдѣлалъ бы гораздо лучше и снискалъ бы большее признаніе своихъ стремленій, если бы онъ не вносилъ еще новыхъ измѣненій въ свою систему, пока изслѣдованія его не дойдутъ до какого-нибудь опредѣленнаго конца“.

и поправкахъ. Въ этихъ вопросахъ мы не только далеко не пришли еще къ окончательнымъ результатамъ, но и не скоро, навѣрное, придемъ. А потому вполне естественно, что каждый систематикъ, занимающійся этими высоко интересными и важными вопросами, не можетъ оставаться по отношенію къ вопросамъ этимъ на точкѣ замерзанія. Каждая новая работа его въ этомъ направленіи, даже не разработка какого-либо частнаго вопроса, но работа мысли надъ уже имѣющимися и собранными фактами должна приводить къ частичнымъ измѣненіямъ его представленій о филогенетическихъ отношеніяхъ различныхъ группъ цвѣтковыхъ растений. И въ этомъ отношеніи самой трудной, самой мало разработанной группой цвѣтковыхъ растений, самой неясной въ филогенетическомъ отношеніи является именно отдѣлъ раздѣльнолепестныхъ двудольныхъ растений, надъ которыми особенно и работаетъ Галлье и въ каждомъ новомъ своемъ сочиненіи вноситъ все новыя и новыя точки зрѣнія, производитъ дальнѣйшую разработку въ деталяхъ установленной имъ филогенетической системы цвѣтковыхъ растений.

Изъ новѣйшихъ его воззрѣній, заслуживающихъ полнаго вниманія, можно указать на новый взглядъ его на происхожденіе свободноплепестныхъ двудольныхъ растений, выражающійся въ слѣдующемъ: въ своемъ рефератѣ о своей же работѣ о родѣ *Juliania*, напечатанномъ въ 110 томѣ, № 7 Bot. Centrblatt за 1909 годъ, Галлье производитъ отъ *Magnoliaceae* не *Saxifragaceae*, а *Ternstroemiaceae*, а *Saxifragaceae* филогенетически выводитъ изъ *Ternstroemiaceae*, весь же прежній свой отдѣлъ *Saxifragenae* теперь Галлье разбиваетъ на два самостоятельныхъ отдѣла на *Theigenae*, т. е. такіе порядки двудольныхъ растений, которые филогенетически произошли изъ *Ternstroemiaceae*, — и на *Saxifragenae sensu str.*, филогенетически выводимыя имъ изъ *Saxifragaceae*. Эта новая точка зрѣнія Галлье есть, на мой взглядъ, безусловно шагъ впередъ, ибо нѣсколько нарушаетъ основной принципъ его системы — монофилетическое происхожденіе цвѣтковыхъ растений, принципъ, съ которымъ я лично согласиться не могу, какъ не могу я согласиться съ Галлье, что *Monochlamydeae* суть формы производныя отъ болѣе сложныхъ *Dialypetalae*, о чемъ я вамъ уже многократно говорилъ на этихъ лекціяхъ.

Совершенно иную картину филогенетическихъ отношеній раздѣльнолепестныхъ двудольныхъ даетъ намъ Веттштейнъ (см. рис. 541, на стр. 565). Веттштейнъ признаетъ по меньшей мѣрѣ бифилетическое происхожденіе раздѣльнолепестныхъ двудольныхъ, при чемъ одни порядки этого подкласса онъ ведетъ отъ *Monochlamydeae* черезъ порядокъ *Tricoccae* (семейство *Euphorbiaceae*), представленный крайне упрощенными цвѣтами, по типу скорѣе *Monochlamydeae*, но собранными въ сложныя соцвѣтія; другую же вѣтвь свободнолепестныхъ двудольныхъ, независимую отъ первыхъ, онъ ведетъ отъ *Polycarpicae*.

Первая вѣтвь *Dialypetalae pentacyclicae* черезъ порядокъ *Tricoccae* имѣетъ начало свое въ порядкѣ *Urticales* подкласса *Monochlamydeae*. Отъ *Tricoccae* мы имѣемъ одну вѣтвь къ *Cotamniferae* и затѣмъ *Gruinales*, а отъ этихъ послѣднихъ къ сростнолепестнымъ *Pentacyclicae*—*Diospyrales* (или *Ebenales*); другая же вѣтвь отъ *Tricoccae* ведетъ насъ къ *Terebinthales*, а отъ этихъ послѣднихъ послѣдовательно къ *Celastrales*, *Rhamnales* и, наконецъ, къ *Umbelliflorae* и *Rubiales*, т. е. къ высшимъ цвѣтковымъ растеніямъ подкласса *Tetracyclicae*. Эта филогенетическая вѣтвь довольно хорошо обоснована морфологически и представляетъ рядъ прогрессивно развивающихся формъ подъ вліяніемъ постепеннаго приспособленія къ опыленію при помощи насѣкомыхъ. Достигая максимума своего развитія въ высшихъ порядкахъ *Umbelliflorae* и *Rubiales*, эта филогенетическая вѣтвь цвѣтковыхъ растеній отличается особо сложнымъ устройствомъ соцвѣтій при сравнительно, однако, же, проще устроенныхъ цвѣтахъ.

Другая филогенетическая вѣтвь раздѣльнолепестныхъ двудольныхъ представляетъ постепенное усложненіе въ строеніи, главнымъ образомъ, цвѣтка и его приспособленія къ особо сложному опыленію при помощи насѣкомыхъ. Изучая высшихъ представителей *Polycarpicae*, вы припомните, мы не разъ наталкивались на формы промежуточныя между *Polycarpicae* и простѣйшими типичными раздѣльнолепестными, именно *Parietales* (см. рис. 607). Вотъ эта то обширная группа *Parietales* и ставится Веттштейномъ въ началѣ системы типичныхъ раздѣльнолепестныхъ (*Dialypetalae*). Онъ выводитъ *Parietales* филогенетически изъ *Rhoeadales*, а изъ *Parietales*, по Веттштейну, развились *Synandrae* (*Compo-*

sitae — этотъ наиболѣе современный и высшій типъ цвѣтковыхъ растений); съ другой стороны изъ *Polycarpicae* Веттштейнъ выводитъ двѣ вѣтви — *Guttiferales*, давшую, въ свою очередь, начало *Bicornes* и *Primulales*, и затѣмъ *Rosales* (см. рис. 608). Крупный порядокъ *Rosales* даетъ, въ свою очередь, начало, съ одной стороны, высшимъ *Pentacycli-*

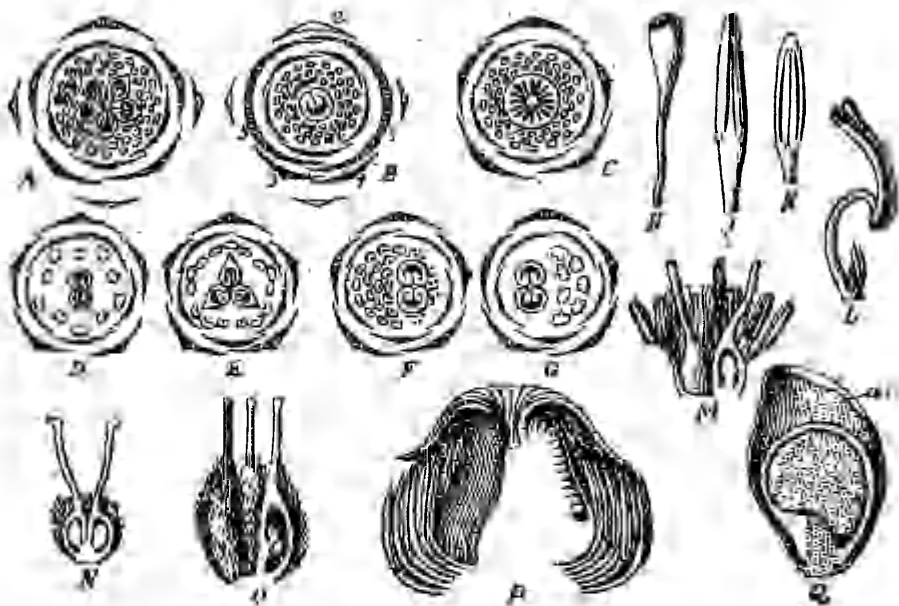


Рис. 607. Сем. *Dillemiaceae* изъ порядка *Parietales* (простѣйшій *Parietales*). *A—G* — диаграммы цвѣтовъ: *A* — *Tetracera volubilis*, *B* — *Davilla rugosa*, *C* — *Actinidia strigosa*, *D* — *Hibbertia salicifolia*, *E* — *H. glaberrima*, *F* — *H. hypericoides*, *G* — *H. stricta*. *H—L* — тычинки: *H* — *Tetracera assa*, *J* — *Dillenia ochreate*, *K* — *Hibbertia cuneiformis*, *L* — *Saurauia polyantha*. *M* — андроей и гинецей *Hibbertia cuneiformis*. *N* — гинецей въ продольномъ разрѣзѣ *Curatella americana*, *O* — гинецей *Tetracera lasiocarpa*. *P* — гинецей и андроей *Dillenia indica*. — продольный разрѣзъ сѣмени *Dillenia subsessilis*, *ar* — anellus; у основания сѣмени очень маленькій зародышъ (по Гильгу).

cae съ нижней завязью — *Myrtiflorae* (см. рис. 602, 609), съ другой же стороны, весьма расчлененнымъ и совершеннымъ группамъ *Tetracycliae*, но съ верхней завязью — *Tubiflorae* и *Contortae*. Веттштейнъ не оставляетъ безъ вниманія и небольшой но крайне переходнаго характера порядокъ *Hamamelidales* (см. рис. 593, 594), но онъ придаетъ ему значеніе диаметрально противоположное тому, которое припи-

сываетъ ему Галлье и Лотси. По Веттштейну, *Hamamelidales* занимаютъ промежуточное мѣсто между *Urticales* и *Polycarpiceae* и такимъ образомъ являются связующимъ звеномъ между двумя крупными и, на мой взглядъ, независимыми другъ отъ друга группами протоантофитныхъ растений.

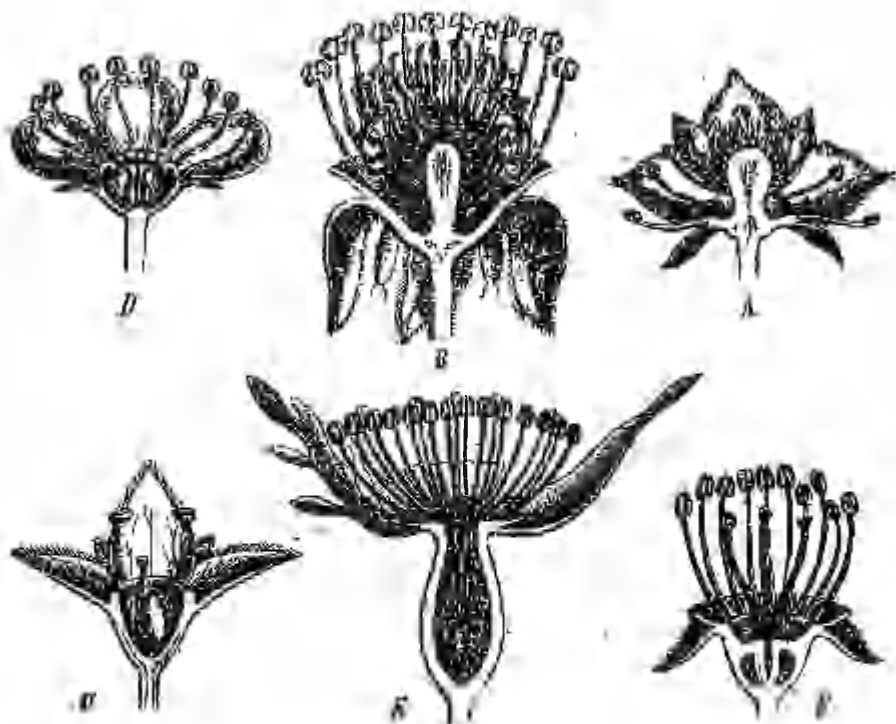


Рис. 608. Продольные разрѣзы цвѣтовъ различныхъ розоцвѣтныхъ: А — *Potentilla palustris*, на плоскомъ цвѣтоложѣ средняя часть съ пестиками, сильно выпуклая; В — *Geum urbanum*, на вогнутомъ цвѣтоложѣ средняя часть съ пестиками, выпуклая; С — *Alchemilla alpina*, пестикъ на днѣ вогнутого цвѣтоложа; D — *Spiraea decumbens*, пестикъ на днѣ вогнутого цвѣтоложа; E — *Rosa canina*, многочисленные пестики на днѣ кувшинчатого цвѣтоложа; F — *Pirus Malus*, пестики срослись съ вогнутымъ цвѣтоложемъ (по Р о с к е).

Съ этой послѣдней точкой зрѣнія Веттштейна я лично согласиться не могу. По моему мнѣнию, Галлье въ данномъ случаѣ болѣе правъ, связывая *Rosales* съ *Polycarpiceae* черезъ *Hamamelidales*. Но, въ общемъ, изъ двухъ филогенетическихъ системъ — Галлье и Веттштейна мнѣ лично больше нравится система послѣдняго, и я нахожу си-

стему эту и болѣе разработанной, и яснѣе изображающей намъ весьма запутанныя отношенія среди разнообразныхъ, но, по основному плану своему, весьма схожихъ порядковъ *Dialypetalae pentacyclicae*. Во всякомъ случаѣ, ни система Галлѣе, ни система Веттштейна не могутъ считаться законченными, въ особенности по отношенію къ раздѣльно-лепестнымъ двудольнымъ, къ этой самой трудной, въ смыслѣ филогенетическихъ изысканій, группѣ высшихъ цвѣтковыхъ растеній. А между тѣмъ до сихъ поръ у насъ по отношенію къ этой группѣ высшихъ цвѣтковыхъ растеній имѣются лишь только эти двѣ филогенетическихъ системы.

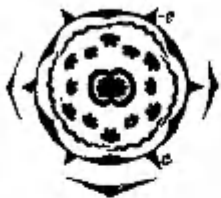


Рис. 609. Диаграмма *Lythrum salicaria* L. (по Вармингу).

Системы Энглера, Варминга и другихъ систематиковъ ограничиваются при изложеніи *Dialypetalae* лишь формальнымъ морфологическимъ описаніемъ различныхъ порядковъ и семействъ, входящихъ въ составъ этого многочисленнаго подкласса цвѣтковыхъ растеній, безъ установленія филогенетическихъ отношеній какъ къ порядкамъ типовъ, стоящихъ ниже въ системѣ, такъ и къ порядкамъ типовъ, завершающихъ естественную систему цвѣтковыхъ растеній. Поэтому мы на разсмотрѣніи системъ Варминга и Энглера останавливаться здѣсь не будемъ и этимъ закончимъ наши краткія характеристики высшихъ цвѣтковыхъ растеній, объединяемыхъ мною въ одинъ общій классъ **эуантофитныхъ растеній**, характеризуемый цвѣтами пяти- или четырехъклическими съ ясно выраженными законами кратныхъ отношеній и чередованія органовъ и б. ч. сложно приспособленными къ перекрестному опыленію при помощи насѣкомыхъ.

Лекція двадцать седьмая.

Основные принципы новой филогенетической системы цвѣтковыхъ растений.

Въ самомъ началѣ этого курса я указалъ вамъ, что современныя естественныя системы растительнаго царства могутъ считаться естественными лишь въ кавычкахъ, ибо филогенетическія отношенія различныхъ группъ растений далеко еще окончательно не выяснены, ибо многое въ выясненіи филогенетическихъ отношеній этихъ до сихъ поръ должно считаться спорнымъ и требуетъ дальнѣйшихъ тщательныхъ изслѣдованій. Я говорилъ уже вамъ, что хотя цѣль современной систематики — дать естественную систему растительнаго царства, но цѣль эта до сихъ поръ не достигнута и не скоро еще будетъ достигнута (см. выше стр. 2). Неоднократно, въ теченіе этого курса указывалъ я вамъ также на то, что самымъ труднымъ отдѣломъ растительнаго царства съ точки зрѣнія установленія естественной системы на филогенетическихъ основахъ является отдѣлъ высшихъ растений, растений цвѣтковыхъ или покрытосѣменныхъ. Въ справедливости этихъ моихъ словъ вы могли многократно убѣдиться въ продолженіе нашего курса, такъ какъ я вездѣ, гдѣ нужно было, указывалъ вамъ иногда діаметрально противоположныя взгляды авторитетныхъ систематиковъ на тѣ или иные крупныя вопросы систематики высшихъ цвѣтковыхъ растений. И изученіе этихъ противоположныхъ взглядовъ, равно и того фактическаго матеріала, изъ котораго они вытекаютъ, казалось, должно было привести насъ къ заключенію, что еще преждевременно пред-

принимать новыя попытки къ установленію болѣе естественной, чѣмъ имѣемъ мы до сихъ поръ, системы цвѣтковыхъ растеній. Однако, заканчивая сегодня курсъ введенія въ систематику цвѣтковыхъ растеній, я все же считаю своимъ долгомъ резюмировать передъ вами все сказанное и нарисовать вамъ хотя бы эскизъ будущей болѣе естественной, на мой взглядъ, системы, чѣмъ имѣемъ мы до сихъ поръ. Конечно, эскизъ этотъ, который я сейчасъ передъ вами набросаю, я не считаю за нѣчто безспорное, за окончательное слово науки, не подлежащее дальнѣйшимъ измѣненіямъ и усовершенствованіямъ; наоборотъ, можетъ быть, больше, чѣмъ кто-либо другой, я самъ сознаю и слабыя стороны предлагаемаго мною новаго дѣленія цвѣтковыхъ растеній на естественныя группы, и неотлагательную необходимость болѣе глубокой и всесторонней разработки этого новаго дѣленія. Но все же я считаю необходимымъ именно такимъ эскизомъ новой системы закончить мой курсъ, дабы этимъ самымъ, съ одной стороны, по возможности, отрѣшиться отъ старыхъ понятій, которымъ противорѣчитъ цѣлая сумма новыхъ фактическихъ данныхъ въ области систематики растеній, добытыхъ усиліями и тщательными изслѣдованіями ботаниковъ послѣднихъ десятилѣтій, съ другой же стороны, дабы намѣтить хотя бы основныя вѣхи того научнаго пути, по которому, по моему мнѣнію, должна пойти дальше разработка естественной системы растительнаго царства.

Изъ всего ранѣе сказаннаго, мнѣ кажется, вы могли ясно убѣдиться въ двухъ болѣе крупныхъ основныхъ положеніяхъ, на которыхъ должна далѣе строиться болѣе новая и болѣе естественная система растительнаго царства. Положенія эти слѣдующія: 1) относить голосѣмныя растенія къ цвѣтковымъ или такъ называемымъ явнобрачнымъ растеніямъ нельзя; голосѣмныя и морфологически, и филогенетически гораздо ближе стоятъ къ папоротникообразнымъ, чѣмъ къ типичнымъ цвѣтковымъ растеніямъ, а потому я и отношу ихъ къ архегоніатнымъ растеніямъ, противопоставляя послѣднимъ растенія антофитныя или типичныя цвѣтковыя покрытосѣмныя растенія (см. выше стр. 20). 2) Дѣленіе цвѣтковыхъ или покрытосѣмныхъ растеній на два класса — однодольныхъ и двудольныхъ растеній, *Monocotyledoneae* и *Dicotyledoneae*, хотя практически весьма удобно

и наглядно и съ формально классификаціонной точки зрѣнія вполне пріемлемо, но съ точки зрѣнія морфологической и, въ особенности, филогенетической это общепризнанное дѣленіе несомнѣнно искусственно и для настоящей естественной системы, на мой взглядъ, непріемлемо; поэтому въ будущей естественной системѣ цвѣтковыхъ растеній дѣленіе антофитныхъ растеній на однодольныя и двудольныя, по моему мнѣнію, должно быть отброшено, несмотря на все его удобство, наглядность и легкую практическую примѣнимость. Цвѣтковыя растенія съ филогенетической точки зрѣнія въ будущей естественной системѣ должны быть подраздѣлены иначе, и я предлагаю антофитныя растенія подраздѣлить на два филогенетически связанные другъ съ другомъ класса: на классъ 1-й — протоантофитныя растенія и на классъ 2-й — эуантофитныя растенія. Нѣчто подобное уже давно до меня предложено было Галлье, раздѣлившимъ всѣ покрытосѣмныя цвѣтковыя растенія на „*Proterogenen*“ и „*Saxifragenen*“ (см. рис. 606, на стр. 616), но „*Proterogenen*“ Галлье не соотвѣтствуютъ вполне моимъ протоантофитнымъ растеніямъ. Подъ именемъ протоантофитныхъ растеній я понимаю всѣ тѣ порядки простѣйшихъ двудольныхъ и однодольныхъ растеній, которые характеризуются неопредѣленнымъ еще строеніемъ цвѣтка, отличающагося при томъ же тѣми или иными примитивными архаическими признаками; сюда относятся и *Polycarpicae*, которыя одни, собственно, соотвѣтствуютъ группѣ „*Proterogenen*“ Галлье, и *Monochlamydeae* изъ двудольныхъ, и *Helobiae*, и *Spadiciflorae* изъ однодольныхъ. Къ эуантофитнымъ же растеніямъ я отношу всѣ тѣ растенія, цвѣты которыхъ имѣютъ опредѣленное пяти- или четырехъциклическое строеніе съ вполне опредѣленнымъ количествомъ членовъ въ каждомъ циклѣ, а именно: или растенія съ цвѣтами трехъчленными пятициклическими (куда относится большинство порядковъ такъ называемыхъ однодольныхъ растеній), или растенія съ цвѣтами, въ типѣ, пятичленными пятициклическими (куда относится большинство порядковъ такъ называемыхъ свободнолепестныхъ двудольныхъ), или, наконецъ, растенія съ цвѣтами, въ типѣ, пятичленными четырехъциклическими (куда относится большинство порядковъ такъ называемыхъ спайнолепестныхъ двудольныхъ). Двѣ

послѣднія группы моей системы, вмѣстѣ съ *Monochlamydeae*, соотвѣтствуютъ „*Saxifragenae*“ Галлье (см. рис. 397, на стр. 401 и сравн. съ рис. 396, на стр. 400).

Предлагаемые мною два новыхъ класса цвѣтковыхъ растений — *Protoanthophytae* и *Euanthophytae*, въ свою очередь, могутъ быть подраздѣлены каждый на подклассы, но не на тѣ общепризнанные подклассы, на которые обыкновенно дѣлятъ двудольныя растенія, не на *Archichlamydeae* и *Metachlamydeae*, какъ дѣлитъ двудольныя растенія Энглеръ, и не на *Choripetalae* и *Sympetalae*, какъ проводитъ въ своей системѣ Веттштейнъ (см. рис. 541, на стр. 565), а на болѣе филогенетически обособленные группы или подклассы. Болѣе формально *Protoanthophytae* можно было бы раздѣлить на два подкласса, на *Monochlamydeae* и *Potycarpicae*, отнести къ *Monochlamydeae* порядокъ *Spadiciflorae* изъ однодольныхъ растений, а къ *Potycarpicae* порядокъ *Helobiae* изъ однодольныхъ. Такая точка зрѣнія проведена въ моихъ лекціяхъ. Но если быть строго филогенетически послѣдовательнымъ, то классъ *Protoanthophytae* слѣдовало бы подраздѣлить на большее число подклассовъ и, кромѣ двухъ крупныхъ подклассовъ *Monochlamydeae* и *Potycarpicae*, установить въ этомъ классѣ еще рядъ мелкихъ, но филогенетически самостоятельныхъ подклассовъ, а именно, подклассъ, заключающій въ себѣ одинъ всего порядокъ *Verticillatae* (одно семейство *Casuarinaceae*), подклассъ, заключающій въ себѣ одинъ всего порядокъ *Salicales* (одно семейство *Salicaceae*), подклассъ, заключающій порядки *Proteales* и *Santalales*, и, наконецъ, подклассъ протоантофитныхъ растений, начинающійся порядкомъ *Piperales* (съ крупнымъ семействомъ *Piperaceae* во главѣ) и заканчивающійся обширнымъ порядкомъ *Spadiciflorae* (съ цѣлымъ рядомъ примитивно построенныхъ семействъ однодольныхъ). Такое дѣленіе класса *Protoanthophytae* на 6 подклассовъ съ филогенетической точки зрѣнія было бы наиболѣе естественнымъ и отвѣчающимъ требованіямъ филогенетической системы, но, въ виду спорности и невыясненности происхожденія *Verticillatae*, *Salicales*, *Piperales* и *Proteales*, пока можно и воздержаться отъ такого дробнаго дѣленія класса *Protoanthophytae* на шесть подклассовъ и ограничиться болѣе формально-морфологическимъ и менѣе спорнымъ подраздѣленіемъ *Protoanthophytae* на два лишь подкласса: *Monochla-*

mydeae и *Polycarpicae*, что я и сдѣлаю ниже при изложеніи эскиза новой естественной системы цвѣтковыхъ растений. Но въ душѣ я болѣе симпатизирую подраздѣленію *Protoanthophytae* на шесть вышеупомянутыхъ филогенетически обоснованныхъ подклассовъ, что и выражено было мною въ моей схемѣ на рис. 397 (стр. 401) на одной изъ предыдущихъ лекцій (см. также рис. 610, на стр. 638).

Классъ *Euanthophytae* я предложилъ бы, по основному плану строенія цвѣтовъ ихъ, раздѣлить на два всего подкласса: на *Pentacyclicae* (цвѣты въ планѣ пятициклическіе, съ двумя кругами андроея) и на *Tetracyclicae* (цвѣты въ планѣ четырехциклическіе, съ однимъ кругомъ андроея). Второй подклассъ — *Tetracyclicae* представляетъ высшую ступень развитія цвѣтковыхъ растений; сюда относится большинство сростнолепестныхъ двудольныхъ растений и изъ свободнолепестныхъ двудольныхъ порядокъ *Umbelliflorae*. Подклассъ же *Pentacyclicae*, стоящій ниже въ системѣ, въ свою очередь, распадается на двѣ филогенетически параллельныхъ группы, на *Trimeri* и *Pentameri*. *Pentacyclicae trimerae* имѣютъ, въ планѣ, цвѣты трехчленные пятициклическіе, и сюда относится большинство такъ называемыхъ однодольныхъ растений, за исключеніемъ порядковъ *Helobiae* и *Spadiciflorae*, причисляемыхъ мною къ классу *Protoanthophytae*. *Pentacyclicae pentamerae* имѣютъ, въ планѣ, цвѣты пятичленные, пятициклическіе, и сюда относится большинство раздѣльнолепестныхъ двудольныхъ (за исключеніемъ *Umbelliflorae*), а изъ сростнолепестныхъ — *Sympetales pentacyclicae* Варминга, т. е., его порядки *Bicornes*, *Biospyrinae*, *Primulinae*.

Таковы, по моему мнѣнію, основы болѣе естественной новой системы цвѣтковыхъ растений, построенной на филогенетическихъ началахъ. Практическія неудобства этой системы, по сравненію съ общепризнанными нынѣ естественными системами, заключаются въ трудности краткими и точными діагнозами охарактеризовать классы и подклассы этой системы. Противъ нея можетъ быть выдвинуто и то соображеніе, что филогенетическія отношенія различныхъ группъ цвѣтковыхъ растений далеко еще не установлены окончательно, что филогенетическіе вопросы—вопросы весьма спорные, и что самъ авторъ новой системы черезъ нѣсколько лѣтъ можетъ еще значительно измѣнить свои воззрѣнія на

тѣ или иныя филогенетическія отношенія тѣхъ или иныхъ болѣе крупныхъ группъ цвѣтковыхъ растеній. Примѣръ на лицо: Галлье чуть ли не въ каждой своей работѣ мѣняетъ свои воззрѣнія на взаимныя филогенетическія отношенія разныхъ второстепенныхъ подраздѣленій цвѣтковыхъ растеній. Это послѣднее возраженіе противъ новой системы особенно существенно, и я не закрываю глаза на то, что и мнѣ, черезъ нѣсколько лѣтъ, при дальнѣйшемъ изученіи вопроса или при появленіи въ литературѣ новыхъ фактическихъ данныхъ, не придется вносить частичныя поправки въ предлагаемую мною нынѣ новую естественную систему цвѣтковыхъ растеній. Но я смѣю думать, что основные принципы этой новой системы едва ли сильно измѣнятся въ ближайшее, по крайней мѣрѣ, время, какъ не измѣнились основныя точки зрѣнія Галлье, несмотря на значительныя нововведенія, которыя онъ постоянно вноситъ въ свою систему. А такъ какъ именно нѣкоторые изъ основныхъ принциповъ системы Галлье я признать никоимъ образомъ не могу, хотя въ основѣ вполне сочувствую его стремленію построить болѣе естественную систему цвѣтковыхъ растеній именно на филогенетическихъ основаніяхъ, то мнѣ и не остается ничего другого, какъ предложить свою новую систему на тѣхъ же филогенетическихъ основаніяхъ.

Положительная сторона предлагаемой новой естественной системы цвѣтковыхъ растеній заключается въ болѣе строгомъ и послѣдовательномъ проведеніи филогенетическихъ отношеній среди цвѣтковыхъ растеній. Въ этой системѣ мы, дѣйствительно, послѣдовательно и постепенно восходимъ отъ типовъ болѣе древнихъ, болѣе примитивныхъ къ типамъ новѣйшимъ и болѣе совершеннымъ и при этомъ ясно отдаемъ себѣ отчетъ, почему въ восходящей системѣ этой такіе то порядки разсматриваются нами, какъ болѣе новые, болѣе совершенные, другіе же составляютъ типы исходные и связующіе цвѣтковыя растенія съ архегоніатными. Въ предлагаемой мною системѣ отпадаютъ, напримѣръ, такіе вопросы, какъ — куда поставить въ системѣ искусственную группу однодольныхъ растеній; прежніе ботаники ставили однодольныя въ системѣ послѣ голосѣмныхъ и передъ двудольными, но такое положеніе этой группы не соответствовало даже тогда имѣвшимся морфологическимъ даннымъ, ибо низшія

двудольныя гораздо ближе морфологически стоятъ къ голо-
сѣмнымъ, чѣмъ однодольныя, а высшія двудольныя ушли
гораздо дальше по пути эволюціи, обладаютъ гораздо болѣе
сложнымъ строеніемъ цвѣтовъ и болѣе совершеннымъ мор-
фологическимъ строеніемъ, чѣмъ высшія однодольныя. Ветт-
штейнъ перенесъ въ своей системѣ однодольныя въ самый
конецъ системы, поставивъ ихъ послѣ двудольныхъ (см.
схему Веттштейна на рис. 541, на стр. 565). Но такое
положеніе въ системѣ этой группы еще менѣе соответству-
етъ даже морфологическимъ ея особенностямъ, не говоря
уже о филогенетическихъ отношеніяхъ порядковъ однодоль-
ныхъ къ двудольнымъ.

Въ моей системѣ, въ которой отбрасывается формаль-
ное подраздѣленіе покрытосѣмныхъ на однодольныя и
двудольныя, соответствующіе естественные порядки этихъ
растений распредѣляются согласно ихъ дѣйствительнымъ фи-
логенетическимъ связямъ, постолько, поскольку связи эти
намъ въ настоящее время извѣстны. Дальнѣйшія изслѣдо-
ванія несомнѣнно заставятъ насъ еще неоднократно пере-
ставлять въ естественной системѣ тѣ или иные порядки од-
нодольныхъ или двудольныхъ, но самого подраздѣленія этого
уже не будетъ, и не будетъ и вопроса, гдѣ ставить въ си-
стемѣ однодольныя — передъ двудольными или послѣ нихъ.

Предлагаемая мною система даетъ возможность болѣе
естественно распредѣлить и самые порядки цвѣтковыхъ рас-
тений, ибо, кладя въ основу этой новой системы планъ
строения цвѣтка, а не тѣ или инныя единичныя особенности
его морфологической организаціи (какъ, напримѣръ, спай-
нолепестность или раздѣльнолепестность, подпестичность или
надпестичность и т. д.), мы тѣмъ самымъ получаемъ возмож-
ность дѣйствительно сблизить въ системѣ нашей типы фи-
логенетически родственные, которые до сихъ поръ находили
себѣ удаленныя другъ отъ друга мѣста въ системѣ. Напри-
мѣръ, уже давно чувствовалась и сознавалась систематиками
филогенетическая близость порядковъ *Umbelliflorae* и *Rubiales*;
но во всѣхъ доселѣ проведенныхъ на формально-морфоло-
гическихъ основаніяхъ системахъ эти два порядка неизбѣжно
должны были стоять далеко другъ отъ друга, несмотря на
родственную ихъ связь. Въ моей системѣ я постарался, на-
сколько возможно, отрѣшиться отъ формально-морфологиче-

скихъ признаковъ и въ основу ея поставить методъ историческій. Правда, что исторія развитія цвѣтковыхъ намъ далеко еще не ясна. Но, проводя въ естественной системѣ методъ историческій, кладя его краеугольнымъ камнемъ всего зданія, мнѣ кажется, я тѣмъ самымъ даю и болѣе прочное основаніе для дальнѣйшаго изученія цвѣтковыхъ растений именно съ этой исторической или филогенетической точки зрѣнія. Если дальнѣйшія изслѣдованія и заставятъ насъ еще немало внести поправокъ и измѣненій въ самую систему, то, во всякомъ случаѣ, эта система будетъ дальше развиваться по тому единственно правильному, на мой взглядъ, методу, по которому успѣшно развиваются и другія научныя дисциплины. Это — методъ историческій, методъ, вполне гармонирующий всѣмъ процессамъ, на землѣ совершающимся. Ибо все на землѣ развивается, эволюционируетъ въ исторической послѣдовательности, и отказываться отъ исторической перспективы въ угоду чисто формальнымъ, хотя бы и болѣе нагляднымъ, и болѣе на практикѣ примѣнимымъ морфологическимъ приѣмамъ — это значитъ умышленно закрывать глаза на то, что ежедневно и ежечасно вездѣ и всюду передъ нами совершается, закрывать глаза на эволюцію, которой, однако, подвержено все живое и неживое на нашей планетѣ.

Такимъ образомъ, эскизъ будущей естественной системы цвѣтковыхъ растений представляется мнѣ приблизительно въ слѣдующемъ видѣ.

Цвѣтковые растения (покрытосѣменные) относятся къ высшему, четвертому отдѣлу растительнаго царства, называемому мною *Anthophytae*. Это сложно развитыя разноспоровыя кормофитныя растения съ дѣленіемъ растительнаго тѣла ихъ на корень, стебель и листья. Чередованія поколѣній не имѣется, ибо половое поколѣніе редуцировано до послѣдней степени и слилось съ бесполомъ поколѣніемъ. Размноженіе при помощи цвѣтка, представляющаго метаморфозированный листостебельный побѣгъ съ опредѣленной послѣдовательностью, сверху внизъ, макроспоролистиковъ, микроспоролистиковъ и листьевъ цвѣточного покрова. Женскій половой органъ въ видѣ яйца съ двумя синергидами въ зародышевомъ мѣшкѣ. Характерно для растений этихъ явленіе двойного оплодотворенія.

Антофитныя растенія дѣлятся на два класса (см. рис. 610):

1-й классъ *Protoanthophytae*. Растенія съ примитивно и неопредѣленно устроенными цвѣтами, имѣющія цѣлый рядъ архаическихъ признаковъ, сближающихъ ихъ съ архегоніатными растеніями.

1-й подклассъ *Monochlamydeae*. Цвѣты ихъ б. ч. однопокровные или даже безпокровные, часто раздѣльнополые и вѣтроопыляемые; въ цвѣтахъ б. ч. не выражены еще законы кратныхъ отношеній и чередованія органовъ. Цвѣты б. ч. циклическіе, немногочленные, неопредѣленночленные, причемъ обыкновенно тычинки противостоятъ листикамъ околоцвѣтника. Только высшіе типы этого подкласса обнаруживаютъ самый постепенный переходъ къ двупокровности цвѣтовъ съ дѣленіемъ покрова на чашечку и вѣнчикъ, съ установленіемъ въ цвѣткѣ законовъ кратныхъ отношеній и чередованія органовъ, съ приспособленіемъ его къ насѣкомоопыляемости и, какъ слѣдствіемъ сего, съ установленіемъ слитноплодности въ цвѣткѣ. Сюда принадлежатъ приблизительно въ слѣдующей естественной послѣдовательности ниже перечисленные порядки:

1-й порядокъ *Verticillatae*. Обнаруживаетъ филогенетическія отношенія къ голосѣмнымъ и папоротникообразнымъ. Среди цвѣтковыхъ занимаетъ обособленное положеніе.

2-й порядокъ *Piperales*. Стоитъ въ системѣ изолированно, обнаруживая филогенетическія отношенія къ слѣдующему порядку и м. б. къ порядку *Polygonales*.

3-й порядокъ *Spadiciflorae*. Дальнѣйшее развитіе типа *Piperales*; можетъ быть, нѣкоторыя морфологическія отношенія къ порядку *Liliiflorae*, но основанныя скорѣе на гомоплазіи, чѣмъ на дѣйствительно родственныхъ филогенетическихъ отношеніяхъ.

4-й порядокъ *Salicales*. Стоитъ обособленно въ системѣ среди остальныхъ цвѣтковыхъ; въ морфологическомъ отношеніи имѣется формальная близость къ порядкамъ *Myricales*, *Juglandales* и *Fagales*, но, конечно, безъ ясныхъ филогенетическихъ отношеній.

5-й порядокъ *Proteales*. Обладаетъ цѣлымъ рядомъ первобытныхъ архаическихъ признаковъ, но стоитъ особнякомъ въ системѣ, не обнаруживая ни филогенетическихъ, ни

даже морфологическихъ отношеній ни къ предыдущимъ порядкамъ, ни ко всѣмъ послѣдующимъ, начиная съ порядка 7-го. Порядокъ этотъ и по географическому своему распространенію, и по морфологическимъ признакамъ обнаруживаетъ совершенно своеобразное развитіе въ иномъ направленіи, чѣмъ остальные порядки *Monochlamydeae*, кромѣ ближайшаго порядка *Santalales*.

6-й порядокъ *Santdlales*. Находится въ несомнѣнномъ филогенетическомъ отношеніи къ предыдущему порядку *Proteales*, представляя лишь дальнѣйшее его развитіе и усложненіе.

7-й порядокъ *Myricales*. Типъ архаическій.

8-й порядокъ *Juglandales*. Типъ архаическій.

9-й порядокъ *Julianiales*. Типъ архаическій, совершенно вымершій, близкій къ предыдущему.

10-й порядокъ *Balanopstdales*. Типъ архаическій, вымершій, близкій къ порядку *Fagales*.

Эти четыре порядка филогенетически несомнѣнно близки другъ къ другу. Они обладаютъ цѣлымъ рядомъ первобытныхъ архаическихъ признаковъ, сближающихъ ихъ съ архегопатами, въ частности, съ голосѣмными. На основаніи данныхъ морфологическихъ, географическихъ и палеонтологическихъ мы должны разсматривать эти четыре порядка, какъ остатки, осколки древнихъ, нѣкогда сильно распространенныхъ на землѣ и расчлененныхъ типовъ первичныхъ цвѣтковыхъ растений. Съ ними филогенетически несомнѣнно связанъ слѣдующій

11-й порядокъ *Fagales*, представляющій дальнѣйшее усложненіе и развитіе того же типа, послѣдовательно заложенного въ простѣйшемъ видѣ въ порядкахъ *Myricales* и *Juglandales*.

12-й порядокъ *Urticales*. Довольно явственные филогенетическія отношенія къ порядкамъ *Myricales*, *Juglandales* и *Fagales*. Типъ еще болѣе совершенный.

13-й порядокъ *Polygonales*. Филогенетическія отношенія къ предыдущему порядку и, можетъ быть, лишь боковая прогрессирующая вѣтвь послѣдняго; возможныя, хотя и не столь прямыя филогенетическія отношенія къ слѣдующему порядку.

14-й порядокъ *Centrospermae*. Весьма естественный,

но и весьма полиморфный и морфологически разнообразный порядокъ. Простѣйшіе типы *Centrospermae* еще типичныя *Monochlamydeae*, высшіе типы, морфологически, однако, весьма послѣдовательно связанные съ низшими, имѣютъ уже большинство признаковъ эуантофитныхъ растений, какъ, напримѣръ, пятичленный пятициклическій цвѣтокъ съ законами кратныхъ отношеній и чередованія органовъ, приспособленный къ насѣкомоопыляемости. Порядокъ этотъ, примыкая, съ одной стороны, къ порядку *Urticales*, съ другой стороны, высшими своими типами (*Caryophyllaceae*) весьма близокъ къ порядкамъ подкласса *Pentacyclicae pentameræ* класса *Euanthophytae* и даже обнаруживаетъ, повидимому, филогенетическій переходъ къ порядку *Plumbaginales* съ сростнолепестнымъ вѣнчикомъ.

2-й подклассъ *Polycarpicae*. Цвѣты ихъ б. ч. многочленные, неопредѣленночленные, ациклическіе или гемициклическіе съ постепеннымъ переходомъ къ эуцикличности. Гинецей, въ типѣ, многочленный, апокарпный, съ постепеннымъ переходомъ къ синкарпій. Весьма раннее приспособленіе къ насѣкомоопыляемости, вслѣдствіе чего цвѣты б. ч. слитнополые, крупные, съ яркимъ, хорошо развитымъ околоцвѣтникомъ. Раздѣльнополость и вѣтроопыляемость если и встрѣчаются, то у типовъ вторичныхъ, производныхъ. Ясныя филогенетическія отношенія къ вымершему типу голосѣмныхъ — *Bennettitales*.

15-й порядокъ *Anonales*. Типъ древній, архаическій, филогенетически близкій къ *Bennettitales*.

16-й порядокъ *Ranales*. Типъ филогенетически весьма близкій къ предыдущему, но болѣе совершенный и прогрессирующий.

17-й порядокъ *Nepenthales*. Боковая филогенетическая вѣтвь предыдущаго порядка, не имѣющая дальнѣйшихъ филогенетическихъ отношеній къ болѣе совершеннымъ типамъ цвѣтковыхъ растений.

18-й порядокъ *Aristolochiales*. Такая же боковая вѣтвь порядка *Ranales*, но ушедшая еще дальше по пути эволюціи и также не имѣющая отношеній къ болѣе совершеннымъ типамъ цвѣтковыхъ растений.

19-й порядокъ *Helobiae*. Одна изъ крупныхъ вѣтвей, филогенетически отдѣлившихся отъ типа *Ranales* и пред-

ставляющая переходъ къ *Pentacyclicae trimerae* класса *Euanthophytae*.

20-й порядокъ *Hamamelidales*. Переходный порядокъ отъ *Polycarpicae* къ *Pentacyclicae pentameræ*, имѣющій, съ одной стороны, м. б., нѣкоторыя филогенетическія отношенія къ порядку *Urticales* и, съ другой стороны, несомнѣнныя филогенетическія отношенія къ порядкамъ *Anonales* и *Rosales*. Весьма древній архаическій типъ, стоящій на рубежѣ между *Protoanthophytae* и *Euanthophytae* и съ одинаковымъ правомъ могущій занимать мѣсто въ системѣ какъ среди 1-го класса, въ концѣ его, такъ и среди 2-го класса, въ самомъ его началѣ.

21-й порядокъ *Rhoeadales*. Весьма явственный филогенетическія отношенія къ порядку 16-му *Ranales*; дальнѣйшее развитіе и усовершенствованіе этого типа, съ выработкою цвѣтвъ циклическихъ, съ ясно развитыми уже законами кратныхъ отношеній и чередованія органовъ; цвѣты б. ч., однако, по двойному или четверному типу, но еще не пяти-, а многоциклическіе (неопредѣленноциклическіе). Высшими типами своими обнаруживаетъ явственный переходъ къ порядку *Parietales* изъ 2-го класса эуантофитныхъ растений.

2-й классъ *Euanthophytae*. Растенія съ цвѣтами опредѣленночленными и опредѣленноциклическими, съ законами кратныхъ отношеній и чередованія органовъ.

1-й подклассъ *Pentacyclicae*. Цвѣты построены по пятициклическому типу.

1-й подподклассъ *Trimeri*. Цвѣты построены по тройному пятициклическому типу.

22-й порядокъ *Liliiflorae*. Явственные филогенетическія отношенія къ порядку 19-му — *Helobiae*. Основной типъ строенія цвѣтка такъ называемыхъ „однодольныхъ“, изъ котораго легко выводится строеніе цвѣтвъ и діаграммы остальныхъ „однодольныхъ“, прогрессирующихъ и регрессирующихъ.

23-й порядокъ *Enantioblastae*. Явственные филогенетическія отношенія къ порядку *Liliiflorae*.

24-й порядокъ *Cyperales*. То же самое.

25-й порядокъ *Glumiflorae*. Филогенетическія отношенія къ порядку *Enantioblastae*. Эти три порядка развились изъ типа *Liliiflorae* въ регрессивномъ направленіи. Въ нихъ замѣчается редукція цвѣточныхъ покрововъ и весьма совершенная вторичная приспособленность къ вѣтроопыленію.

26-й порядокъ *Scitamineae*. Сильно прогрессирующий типъ.

27-й порядокъ *Gynandrae*. Еще болѣе сильно прогрессирующий типъ. Оба порядка весьма явственно филогенетически связаны съ порядкомъ *Liliiflorae*.

2-й подподклассъ *Pentameri*. Цвѣты въ планѣ построены по пятерному пятициклическому типу съ двумя кругами андроцея, но легко уклоняются либо къ четырехчленности, либо къ многочленности ихъ органовъ (путемъ расщепленія), либо къ четырехцикличности (путемъ б. и. м. легко обнаруживаемой атрофіи одного изъ круговъ андроцея).

28-й порядокъ *Parietales*. Явственные филогенетическія отношенія къ порядку *Rhoeadales* изъ подкласса *Polycarpicae* класса *Protoanthophytae*. Съ другой стороны, высшими типами своими порядокъ *Parietales* обнаруживаетъ весьма вѣроятныя родственныя отношенія къ высшему порядку цвѣтковыхъ растений изъ подкласса *Tetracyclicae*, къ порядку *Synandrae* (сем. *Compositae*).

29-й порядокъ *Guttiferales*. Филогенетическія отношенія къ подклассу *Polycarpicae*, къ порядку *Ranales*. Съ другой стороны, весьма вѣроятныя отношенія къ порядкамъ *Bicornes* и *Primulales* изъ спайнолепестныхъ двудольныхъ.

30-й порядокъ *Bicornes*. Дальнѣйшее развитіе и усложненіе предыдущаго порядка.

31-й порядокъ *Primulales*. Еще болѣе совершенное развитіе того же типа.

32-й порядокъ *Plumbaginales*. Близкія морфологическія отношенія къ порядку *Primulales* и довольно явственные филогенетическія отношенія къ высшимъ типамъ порядка *Centrospermae* изъ подкласса *Monochlamydeae* класса *Protoanthophytae*.

33-й порядокъ *Rosales*. Явственные филогенетическія отношенія къ порядку *Hamamelidales* и менѣе явственные къ порядку *Ranales* изъ подкласса *Polycarpicae*. Имѣются родственныя связи съ порядками *Tubiflorae* и *Contortae* изъ высшаго подкласса цвѣтковыхъ растений — *Tetracyclicae*.

34-й порядокъ *Myrtales*. Дальнѣйшее развитіе и усовершенствованіе типа *Rosales*.

35-й порядокъ *Tricoccae*. Положеніе порядка этого въ системѣ довольно неопредѣленное. Его можно разсматривать, какъ дальнѣйшее развитіе порядка *Urticales* и, слѣдовательно,

относить къ *Monochlamydeae*. Но, съ другой стороны, порядокъ этотъ обнаруживаетъ ясныя филогенетическія отношенія къ *Pentacyclicae pentameræ* изъ *Euanthophytae*, а именно къ порядкамъ *Columniferae* и *Terebinthales*. *Terebinthales* Галлье производитъ непосредственно отъ *Rosales*, а *Columniferae* производитъ отъ *Guttiferae*, *Tricoccae* же рассматриваетъ, какъ упрощенный типъ *Columniferae*. Очень вѣроятно, что такая точка зрѣнія болѣе правдоподобна, а тогда слѣдовало бы поставить порядкомъ *Tricoccae* вслѣдъ за порядкомъ *Columniferae*, а этотъ послѣдній непосредственно за *Guttiferales*. Во всякомъ случаѣ, начиная съ порядка *Tricoccae*, мы имѣемъ, по видимому, независимую отъ предыдущихъ порядковъ филогенетическую вѣтвь *Pentacyclicae pentameræ*. Надо, однако, сознаться, что именно здѣсь филогенетическія отношенія цвѣтковыхъ весьма запутаны и далеко еще не выяснены, а потому и положеніе порядка *Tricoccae* здѣсь въ этой системѣ выполнѣ проблематично и провизорно.

36-й порядокъ *Columniferae*. Если признать, что типъ *Tricoccae* первичный, то *Columniferae* остаются на этомъ мѣстѣ въ системѣ, какъ дальнѣйшее развитіе типа *Tricoccae*. Если же стать на точку зрѣнія Галлье, то придется *Columniferae* вести филогенетически отъ порядка 29-го *Guttiferales*.

37-й порядокъ *Gruinales*. Дальнѣйшее развитіе порядка *Columniferae*.

38-й порядокъ *Diospyrales*. Можетъ быть филогенетически выведенъ съ сомнѣніемъ, однако, изъ порядка *Columniferae* или *Gruinales*.

39-й порядокъ *Terebinthales*. Происхожденіе этого порядка либо, согласно Веттштейну, надо искать въ порядкахъ *Urticales* и *Tricoccae*, либо, согласно Галлье, непосредственно выводитъ его изъ порядка *Rosales*. Съ другой стороны, *Terebinthales* обнаруживаютъ филогенетическія отношенія къ высшимъ спайнолепестнымъ, именно къ *Diospyrales*, а м. б. и къ *Convolvulales*.

40-й порядокъ *Celastrales* и

41-й порядокъ *Rhamnales* представляютъ какъ бы боковыя конечныя вѣтви типа *Terebinthales* и вмѣстѣ съ тѣмъ нѣкоторыя переходныя черты къ порядку *Umbelliflorae* изъ подкласса *Tetracyclicae*.

2-й подклассъ *Tetracyclicae*. Цвѣты построены по пя-

тичленному четырехциклическому типу съ однимъ кругомъ въ андроцеѣ, причемъ невозможно доказать, что второй кругъ андроцея атрофировался. Б. ч. цвѣты спайнолепестные, рѣже (у *Umbelliflorae*) свободнолепестные.

42-й порядокъ *Convolvulales*. Филогенетически можетъ быть выведенъ изъ порядковъ *Columniferae*, *Gruinales* или *Terebinthales* предыдущаго подкласса. Близокъ также, повидимому, къ порядку *Diospyrales*.

43-й порядокъ *Tubiflorae*. Филогенетически выводится изъ порядка *Rosales* и дальнѣйшее его развитіе представляетъ

44-й порядокъ *Contortae*.

45-й порядокъ *Ligustrales* обнаруживаетъ явственныя филогенетическія отношенія къ порядку *Celastrales* предыдущаго подкласса.

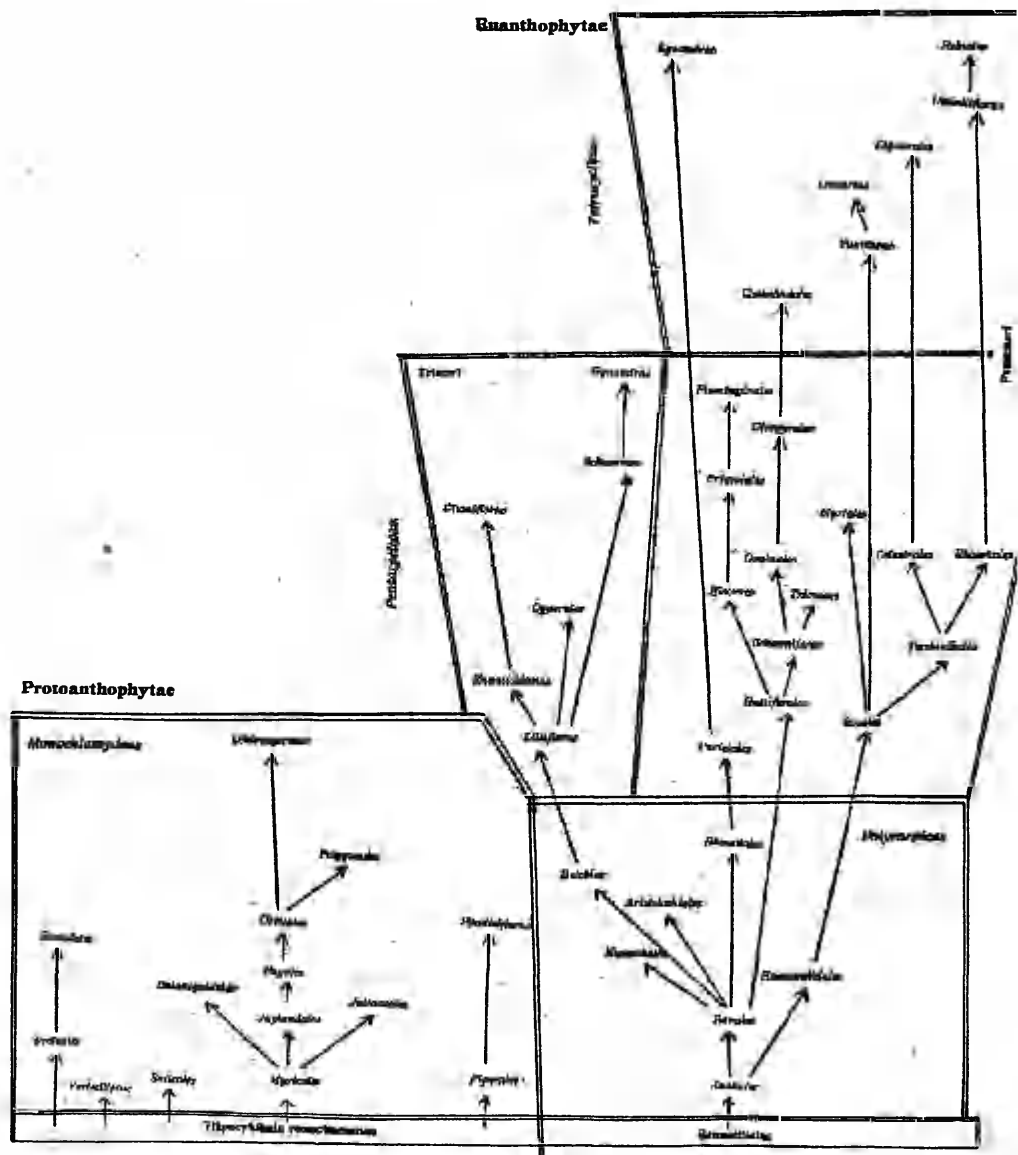
46-й порядокъ *Umbelliflorae* филогенетически выводится изъ порядковъ *Terebinthales*, *Celastrales* и *Rhamnales*, а самъ онъ даетъ, повидимому, переходъ къ слѣдующему порядку *Rubiales*.

47-й порядокъ *Rubiales*. Весьма вѣроятныя филогенетическія отношенія къ предыдущему порядку.

48-й порядокъ *Synandrae* (*Compositae*), занимая высшее положеніе въ системѣ, обнаруживаетъ, однако же, филогенетическія отношенія къ одному изъ простѣйшихъ порядковъ эуантофитныхъ растений, а именно къ порядку *Parietales*, занимающему въ системѣ промежуточное положеніе между *Polycarpicae* и *Euanthophytae*.

Такова схема новой филогенетической системы цвѣтковыхъ растений. Мы видимъ изъ схемы этой, что чѣмъ выше восходимъ мы въ этой системѣ, тѣмъ филогенетическія отношенія между естественными порядками цвѣтковыхъ дѣлаются сложнѣе и запутаннѣе. Самые порядки и ихъ объемъ не могутъ еще считаться точно установленными, и я ихъ взялъ здѣсь, въ общемъ, въ объемѣ системы Веттштейна, ибо считаю послѣднюю болѣе разработанной съ филогенетической точки зрѣнія и болѣе естественной. Неустановленность объемовъ порядковъ высшихъ цвѣтковыхъ растений и запутанность филогенетическихъ ихъ отношеній не должны насъ смущать. Это вполне естественно и нормально, разъ филогенетическая система должна изображать родословное дерево. Чѣмъ ближе находимся мы у основанія такого ро-

дословнаго дерева или куста, тѣмъ легче разобрать въ основныхъ его стволахъ и вѣтвленіяхъ; но чѣмъ выше поднимаемся мы въ крону такого родословнаго дерева, тѣмъ



запутаннѣе и сложнѣе дѣлается его вѣтвление, и еще много и много времени пройдетъ, прежде чѣмъ мы окончательно разберемся въ сложныхъ явленіяхъ вѣтвленія его могучей и пышно развившейся кроны.

Теперь же, въ заключеніе я представлю вамъ слѣдующій чертежъ, долженствующій схематично изобразить филогенетическія отношенія разныхъ порядковъ цвѣтковыхъ растений (см. рис. 610). Этотъ чертежъ есть, конечно, лишь схема, эскизъ будущей естественной системы цвѣтковыхъ растений, для окончательнаго установленія которой потребуется еще много и много лѣтъ упорной работы систематиковъ-филогенетиковъ.

Замѣченныя опечатки.

Страница :	Строчка :	Напечатано :	Должно быть :
89	4 снизу	типу	плану
176	3 "	Pfeffer'a	Pfeiffer'a
177	9 "	Mais	Mays
264	20 "	32	33
—	10 "	32	33
339	6 "	Mesembrianthemum	Mesembryanthemum
340	14 "	Mesembrianthemum	Mesembryanthemum
—	13 "	Mesembrianthemum	Mesembryanthemum
341	3 сверху	Mesembrianthemum	Mesembryanthemum
408	11 снизу	inense	sinense
453	8 "	12	11
579	6 сверху	свойственной	свойственной
603	4 "	Tetracyclae	Tetracyclicae

Указатель латинских названий.

(Звѣздочкой обозначены названія растений, изображенных на соотвѣтствующихъ страницахъ на рисункахъ или помѣщенныхъ въ схемахъ.)

- Abbatia tomentosa.* 614*.
Abies alba. 66*. 377*.
Abietaceae. 15.
Abietineae. 53. 54. 55. 67. 574.
Acanthaceae. 603.
Acer. 1. 2.
Aceraceae. 148. 224.
Achariaceae. 591. 599.
Achillea millefolium. 599*.
Achlys. 439. 443. 449.
Acnida cannabina. 328*.
Aconitum. 452. 454. 462. 466. 467. 499.
Aconitum Napellus. 466*.
Acramphibrya. 96.
Actaea. 452. 460. 469.
Actinidia strigosa. 459*. 620*.
Actinodaphne. 429.
Adlumia. 487.
Adlumia fungosa. 487.
Adonis. 395*. 456. 462. 462*.
Aesculinae. 613.
Aesculinen. 400*. 616*.
Aesculus hippocastanum. 613*.
Aggregatae. 400*. 596. 616*.
Agrostemma. 325*. 344*. 358*.
Agrostemma Githago. 346*. 347.
Aiouea tenella. 424*.
Aizoaceae. 327. 328*. 329. 330. 339. 340. 341. 342. 343. 344. 350. 350*. 382.
Albae. 236.
Albua. 573.
Alchemilla. 145. 146*.
Alchemilla alpina. 621*.
Alisma Plantago. 537*. 564*.
Alismataceae. 536.
Alnus. 145. 229. 233. 238. 244. 249. 320. 364*. 366.
Alnus acuminata. 238.
Alnus glutinosa. 244*. 245*. 356*.
Alsine. 348.
Alsineae. 349.
Alsinoideae. 346. 347. 348. 349.
Alyssum. 488.
Amarantaceae. 290. 324. 325. 328*. 329. 331. 333. 333*. 337. 339. 343. 344. 345. 349. 350*. 382.
Amarantus caudatus. 337*.
Amentaceae. 97. 98. 133. 134. 145. 148. 191. 194. 224. 400*. 616*.
Amentiferae. 530.
Amoeboideae. 19.
Anabaseae. 337.
Anacardiaceae. 219. 225.
Anamirta Cocculus. 433*.
Anemarrhena. 579.
Anemone. 452. 456. 458. 464.
— *altaica.* 457*.
— *pulsatilla.* 466*.
Anemoneae. 456. 461. 468.
Angiospermae. 11. 12. 18. 82*. 96. 159. 360*.
Anguloa Clowesii. 583*.
Anoectomeria. 475.
Anona. 419.
Anonaceae. 219. 403. 417. 418*. 419. 425. 430. 430*. 431. 458. 587.
Anonales. 219. 327. 400*. 401. 402. 403. 420. 421. 424. 425. 429. 430. 430*. 431. 432. 435. 436. 447. 453. 477. 478. 504. 505. 506. 562. 568. 570*. 581. 586. 608. 609. 610. 616*. 633. 634. 638*.
Anthoceros gracilis. 24*. 26. 27*. 60*.
Anthophyta. 18. 70.
Anthophytae. 20. 401. 630.

- Antiaris toxicaria*. 261. 262*.
Antigonon. 300.
Antirrhinum majus. 590*.
Anychia dichotoma. 326*.
Apetalae. 96. 97.
Apophyllum. 497.
Aquilegia. 454. 463. 465.
— *vulgaris*. 464*.
Arabis. 488.
— *alpina*. 491*.
Araceae. 2. 184. 185. 189. 291. 374.
530. 568.
Araucaria. 66. 66*. 377*. 540*.
Araucarieae. 574.
Archegoniatae. 18. 20.
Archichiamydeae. 97. 114. 178. 626.
Arenaria. 348.
Argemone. 480.
Arisaema. 575. 576*. 577. 579.
— *Dracontium*. 576*.
Aristatae. 458.
Aristolochiaceae. 288. 400*. 616*.
Aristolochiales. 287. 288. 399. 400*.
401. 402. 506. 507. 570*. 586. 608.
616*. 633. 638*.
Aroideae. 562. 575.
Arthrocnemum. 335.
Artocarpeae. 276. 277.
Artocarpoideae. 274. 275.
Artocarpus. 260. 265. 267. 273.
Arum. 579.
Asclepiadaceae. 68. 145. 603.
Asimina. 418*. 419.
Aspidium Filix mas. 44*. 63*.
Asplenium Adiantum nigrum. 71*.
119*.
Atraphaxis. 294. 302. 303. 310.
— *spinosa*. 294*.
Atripliceae. 336.
Aularthrophyton. 337.
Azolla. 33.
Balanops. 225. 227.
Balanops Vieillardii. 226*. 227*.
Balanopsidaceae. 225. 227. 228. 255.
Balanopsidales. 226. 227. 228. 281.
586. 632. 638*.
Balsamitae. 201.
Barclaya. 475.
Barneoudia. 456.
Basellaceae. 330. 331. 349. 591.
Batidaceae. 329. 331.
Batidales. 331. 586.
Batis maritima. 330*. 331.
Beilschmiedia. 428.
Bennettitaceae. 528. 546. 548. 549.
574. 587.
Bennettitales. 87. 90*. 102. 171. 172.
172*. 193. 194. 221. 389. 399. 400*.
401*. 506. 510. 511. 512. 512*. 513.
514. 515. 516. 517. 518. 519. 520.
522. 523. 524. 525. 526. 528. 531.
537. 538. 539. 540. 541. 542. 543.
545. 546*. 547. 551. 581. 608. 615.
616*. 633. 638*.
Bennettiteae. 550*. 570*.
Bennettites. 516*.
— *dacotensis*. 102. 102*. 518. 518*.
519*. 537. 538*. 539*.
— *Gibsonianus*. 517*.
— *Morierei*. 516*. 517*. 522*.
Bennettitinae. 19.
Berberidaceae. 68. 222. 400*. 424. 432.
435. 436. 437. 439. 439*. 440. 441.
442. 443. 445. 446. 447. 448. 449.
450. 451. 452. 453. 453*. 454. 455.
459. 460. 461. 461*. 462. 465. 466.
468. 469. 472. 482. 556. 558. 560.
571. 571*. 573. 574. 580. 587. 588.
616*.
Berberidopsioideae. 450.
Berberidopsis. 445. 446. 447. 448. 449.
453.
— *corallina*. 446*. 447*.
Berberioideae. 438. 439. 441. 450.
Berberis. 67*. 437. 439. 439*. 446. 449.
450. 453. 453*.
— *Aquifolium*. 450.
— *Bealei*. 439*.
— *Fortunei*. 450.
— *vulgaris*. 438*. 442*.
Beta vulgaris. 105*. 109*. 320*. 324*.
379*.
Betula. 145. 229. 233. 238. 244. 246.
247*. 364*. 366. 380.
— *alba*. 141*. 229. 238. 248*. 366*.
— *Dryadum*. 238.
— *Medwedewi*. 236.
— *prisca*. 236. 238.
— *Kaddeana*. 236. 236*. 237*.
— *verrucosa*. 236*. 246*. 247*.
Betulaceae. 141. 145. 148. 191. 229.
232. 233. 238. 239*. 241. 243. 244.
248. 249. 250. 251. 252. 255. 264.
360. 361. 368.
Betuleae. 224.
Bibionidae. 214.
Bicornes. 400*. 565*. 591. 592. 594.
595. 616*. 620. 627. 635. 638*.
Bocconia. 480.
Boehmeria. 260. 260*. 265.
— *cylindrica*. 272.
— *macrophylla*. 280*. 378*.
— *nivea*. 273. 280*. 378*.
Bombax. 454.
Borraginaceae. 400*. 558*. 603. 616*.
Boscia. 497.
Bowenia spectabilis. 68*. 89*. 547*.
Brasenia. 471.
— *purpurea*. 470*. 472*. 473.
Brassica oleracea. 493*.

- Brassica nigra*. 493*.
Brexieae. 224.
Broussonetia papyrifera. 259*. 260.
Brunnichia. 300.
Bryophyta. 11. 12. 18.
Buffonia. 348.
Bunias Erucago. 491*.
Bunium. 452.
Busbeckia. 496.
Butomaceae. 536.
Butomus umbellatus. 537*. 563*.
Cabomba. 471. 473. 475*.
— *aquatica*. 109*. 470*.
— *caroliniana*. 475*.
Cabomboideae. 470. 473. 476.
Caccinia. 588*.
— *crassifolia*. 588*.
— *Rauwolfii*. 588*.
Cactaceae. 328*. 341. 342.
Calandrinia Menziesii. 342*.
— *procumbens*. 328*. 342*. 343*.
— *speciosa*. 342*.
Callianthemum rutifolium. 456.
Calligonum. 294. 302. 304. 310.
— *Caput Medusae*. 294*.
Caltha. 456. 464.
Caltis. 265.
Calycanthaceae. 403. 419. 421. 422.
424. 430. 430*. 536.
Calycanthus praecox. 421*.
Calyciflorae. 95. 96.
Calycocarpum. 433.
Campanula medium. 594*.
Campanulaceae. 400*. 594*. 603. 616*.
Campanulatae. 603.
Campanulinae. 596.
Campanulinen. 400*. 616*.
Camphorosmeae. 336.
Canellaceae. 403. 421. 430. 430*. 431.
432. 447.
Cannabaceae. 263. 264. 274. 277.
Cannabis. 260. 279*. 357*.
— *sativa*. 274. 275*. 278*.
Capparidaceae. 400*. 479. 493. 494.
495. 496. 497. 498. 498*. 499. 500.
501. 503. 503*. 504. 587. 616*.
Capparideae. 497.
Capparidoideae. 497.
Capparis. 495. 496. 497.
— *ogygia*. 497. 498.
— *spinosa*. 495*. 496*. 499*.
Caprifoliae. 400*. 616*.
Capsella Bursa pastoris. 493. 578*.
Cardamine glauca. 491*.
— *hirsuta*. 493.
— *pratensis*. 489*.
Caricaceae. 591. 599.
Carpinus. 145. 229. 233. 237. 248.
— *Betulus*. 237. 250*.
— *caroliniana*. 238.
Carpotroche brasiliensis. 447*. 614*.
Carya. 210. 212. 215.
— *acuminata*. 215.
— *alba*. 216*.
— *costata*. 215.
— *elaenoides*. 215.
— *myristicaeformis*. 215.
— *olivaeformis*. 216.
— *Schweiggeri*. 216.
— *ventricosa*. 215.
Caryophyllaceae. 110*. 113*. 314*.
315*. 317. 317*. 319. 320. 321. 322.
323. 324. 325. 325*. 326. 326*. 328*.
329. 330. 331. 344. 344*. 345. 345*.
346. 348. 348*. 349. 350*. 358*. 359.
381. 382. 382*. 396. 400*. 401. 425.
455. 493. 504. 551. 587. 615. 616*.
633.
Caryophyllinae. 615.
Caryophyllineae. 331.
Caryophyllinen. 400*. 616*.
Casearia oblongifolia. 614*.
Cassebeeria. 614*.
Cassytia. 423.
Castanea. 145. 229. 233. 238. 241.
252. 256. 354. 383.
— *sativa*. 252*. 254*. 256*.
— *vulgaris*. 241*.
Castanopsis. 241.
Casuarina. 99. 129. 131. 131*. 132.
137. 138. 139. 158. 159. 364*. 366.
372. 378. 379. 380. 381. 387. 509.
530. 550.
— *equisetifolia*. 129*. 130*. 134*. 135*.
136*. 380*.
— *leucodon*. 130*.
— *nodiflora*. 135*. 381*.
— *suberosa*. 140*. 365*.
Casuarinaceae. 97. 128. 129. 132. 138.
139. 141. 147. 178. 179. 189. 193.
194. 220. 225. 229. 284. 285. 361.
362. 388. 401*. 509. 525. 626.
Casuarinae. 134.
Casuarineae. 147. 224.
Caulophyllum. 451.
Cecropia. 265. 274.
— *carbonaria*. 273*.
Celastraceae. 400*. 616*.
Celastrales. 400*. 565*. 591. 599. 613.
616*. 619. 636. 637. 638*.
Celtis. 270. 367.
— *australis*. 270.
— *rugosa*. 270.
Centaurea Bordzilowsky. 597*.
— *glastifolia*. 597*.
Centranthus. 595*.
Centrospermae. 288. 290. 310. 311.
322. 323. 324. 325. 326. 327. 328.
328*. 329. 331. 339. 342. 344. 345.
346. 349. 350. 350*. 352. 353. 355.

357. 358. 368. 369. 370. 371. 372.
 374. 375. 378. 380. 386. 388. 396.
 402. 425. 505. 560. 565*. 586. 587.
 591. 592. 595. 615. 632. 633. 635.
 638*.
Cerastium. 327. 345. 348.
 — *arvense*. 348*. 382*.
 — *caespitosum*. 317*.
Ceratophyllaceae. 432. 461*. 470. 476.
Ceratozamia. 69. 574.
 — *mexicana*. 67*. 542*.
Cercidiphyllaceae. 403. 415. 430.
Cercidiphyllum. 612*.
Chaerophyllum bulbosum. 452.
Chartolepis. 597*.
Chelidonium. 483.
Chenopodiaceae. 109*. 113*. 313. 319.
 320. 321. 322. 323. 324. 325. 326.
 326*. 328*. 329. 331. 332. 333. 334.
 335. 336. 336*. 337. 339. 343. 344.
 345. 350*. 379*. 425.
Chenopodieae. 336.
Chenopodiineae. 331.
Chenopodium. 311. 312. 313.
 — *album*. 328*.
 — *Bonus-Henricus*. 313*.
 — *Quinoa*. 312*.
Chloranthaceae. 108*. 180. 185*. 187.
 188. 190.
Chloranthus. 187.
 — *inconspicuus*. 108*. 188*.
Choripetalae. 97. 98. 99. 565*. 626.
Chorizanthe. 295. 301.
Cibotium Schiedei. 77*.
Cimicifuga. 469.
Cinnamomum. 426. 428.
 — *camphora*. 424*.
 — *prototypum*. 428*.
 — *zeylanicum*. 423*. 424*.
Cissampelos. 434.
 — *pareira*. 434*.
Cistineae. 322.
Clematis. 395*. 458. 464. 468*.
Cleome. 497.
 — *spinosa*. 498*.
 — *tetrandra*. 498*.
Cleomoideae. 497.
Clethraceae. 400*. 616*.
Clethropsis. 238.
Clypeola. 489.
Coccoloba. 290. 296. 300. 304. 306.
 — *barbadensis*. 299*.
 — *caracasana*. 299*.
 — *nitida*. 299*.
 — *uvifera*. 299*.
Coccolobeae. 300. 309. 353.
Coccoloboideae. 290. 293. 296. 298. 300.
Cocculites. 434.
Cocculus. 434.
 — *carolinus*. 433. 434*.
Cocculus laurifolius. 434*.
 — *Leaeba*. 433.
 — *trilobus*. 434*.
Colchicum autumnale. 558*.
 — *Szovitsii*. 559*.
Colobanthus. 349.
Columniferae. 565*. 614. 619. 636.
 637. 638*.
Columniferen. 400*. 616*.
Cometes. 348.
Compositae. 145. 297. 603. 619. 635.
 637.
Composifen. 400*. 616*.
Comptonia. 207. 208. 208*. 209.
Coniferae. 19. 66. 67. 69. 74. 82*. 401*.
Conocephaloideae. 274. 277. 280.
Consolida. 467.
Contortae. 565*. 596. 599. 603. 620.
 635. 637. 638*.
Convolvulaceae. 603.
Convolvulales. 565*. 595. 599. 636.
 637. 638*.
Convolvulus scammonia. 589*.
Cordaitales. 387. 401*. 551.
Cordaiteae. 82*.
Cordaites. 84*. 387*.
 — *Grand Euryi*. 388*.
 — *laevis*. 84*. 387*.
 — *Penjoni*. 84*. 387*.
 — *Williamsoni*. 388*.
Cordaitinae. 19.
Coriaria myrtifolia. 605*.
Coris. 594.
Corispermaceae. 336.
Cormophyta. 17. 18.
Cormophyta siphonogamia. 19.
 — *zoidogamia*. 19.
Cornaceae. 400*. 616*.
Corrigiola. 325*. 348. 358*.
 — *littoralis*. 326*. 328*.
Corollyflorae. 95. 96.
Corydalis. 479. 480. 483. 484. 485.
 487. 488. 499.
 — *cava*. 483*. 485*.
Corylaceae. 229. 232. 233. 238. 239*.
 241. 243. 248. 249. 250. 251. 252.
 254. 255. 264.
Coryleae. 147. 224.
Corylus. 145. 229. 233. 238. 248. 357.
 380.
 — *Avellana*. 237. 249*. 250*. 356*.
 — *Mac Quarrii*. 237.
Corypha Taliera. 569*.
Cosciniun fenestratum. 435.
Costatae. 236. 247. 248.
Crassulaceae. 591.
Crataeva. 497.
Credneria. 267.
Crossotheca. 116.
Crucifera. 488.

- Cruciferae. 322. 479. 483. 484*. 486.
 488. 489. 490. 490*. 491. 491*. 492.
 492*. 493. 494. 494*. 495. 498. 498*.
 499. 500. 501. 503*. 504. 587.
 Cryptogamae vasculares. 11.
 Cryptomeria japonica. 14*.
 Cucurbitaceae. 368. 452.
 Cucurbitales. 603.
 Cupressaceae. 15.
 Cupressineae. 55. 574.
 Cupressus. 74.
 Cupuliferae. 243. 250. 251. 253.
 Curatella americana. 459*. 620*.
 Curvembryae. 322.
 Cyathea elegans. 77*.
 Cyatheaceae. 76. 77*.
 Cycadaceae. 65*. 66. 67*. 68. 68*. 69.
 80. 121. 511. 512. 513. 513*. 514.
 515. 516. 520*. 542. 542*. 545. 546.
 547*. 574.
 Cycadales. 171. 172. 172*. 363. 364.
 401*. 516. 550*.
 Cycadeae. 14. 40. 85*.
 Cycadinae. 19.
 Cycadites. 511.
 Cycadofilices. 8. 70. 82*. 84. 85*. 86.
 87. 360. 401*.
 Cycadofilicinae. 360*.
 Cycadoidea. 520.
 — dacotensis. 518. 518*. 519. 519*.
 521*. 522. 537. 539*.
 — ingens. 522.
 — Wielandi. 524.
 Cycadophyta. 82*.
 Cycas. 116. 121. 360*. 361. 364. 364*.
 — circinalis. 65*. 67*. 360*. 520*. 542*.
 — Normanbyana. 67*. 542*.
 — revoluta. 57. 65*. 67*. 68. 377*.
 513*. 538. 540*. 542*.
 Cyclamen. 452. 556. 573.
 Cyclolobaeae. 336.
 Cyclanthaceae. 291. 568.
 Cyllndraceae. 132.
 Cynocrambaceae. 329. 349.
 Cyperaceae. 569.
 Cyperales. 568. 588. 634. 638*.
 Cyripedilum. 567*.
 — barbatum. 107*.
 Cystiflorae. 500.
 Dactylaena micrantha. 498*.
 Datura stramonium. 593*.
 Daucus carota. 600*.
 Davilla rugosa. 459*. 620*.
 Decaisnea insignis. 436*.
 Delphinium. 452. 454. 456. 459. 462.
 466. 467. 499.
 — Consolida. 467*.
 Dewalquea. 458.
 Dialypetalae. 96. 99. 283. 588. 605.
 606. 612. 618. 619. 622.
 Dialypetalae pentacyclicae. 619. 622.
 Dialypetales. 96. 565*.
 Dianthus. 313. 314. 316. 317. 318.
 320. 321. 323. 327. 345. 347.
 — Carthusianorum. 110*. 113*. 315*.
 317*.
 — Caryophyllus. 314*.
 — plumarius. 314*.
 Dicentra. 479. 483. 484. 485. 487.
 — formosa. 485*.
 — spectabilis. 483*.
 Dicotyledoneae. 453. 624.
 Dicotyledones. 401*. 550*. 553. 565*.
 Didymotheca. 328*.
 Dieune. 497. 498.
 Dilleniaceae. 432. 447. 459. 459*. 620*.
 Dillenia indica. 459*. 620*.
 — ochreate. 459*. 620*.
 — subsessilis. 459*. 620*.
 Dloon edule. 67*. 542*.
 Dionites. 511.
 Diostoraceae. 562.
 Dioscorea caucasica. 561*.
 Diospyrales. 565*. 593. 594. 595. 601.
 619. 636. 637. 638*.
 Diospyrinae. 594. 627.
 Diphyllia. 439. 449. 452.
 Diplosporangiataeae. 550*.
 Dipsacales. 596.
 Dipsaceae. 400*. 616*.
 Dipsacus fullonum. 596*.
 Dipterygioideae. 496.
 Dissomeria crenata. 614*.
 Dodecatheon meadia. 452.
 Doronicum macrophyllum. 73*.
 Dorstenia. 259*. 260. 265. 274.
 Draba. 488.
 Dracaena. 573.
 Drimys. 411. 413. 415. 417.
 — Winteri. 416.
 Drimymagnoliaceae. 417. 417*.
 Drymaria. 349.
 Drypis. 346.
 Ebenaceae. 592.
 Ebenales. 593. 594. 607. 619.
 Elatostema. 260. 265.
 — ficoides. 260*.
 Elettaria. 573.
 Eleutheropetalae. 97.
 Emblingioideae. 496.
 Embryophyta siphonogama. 10. 49.
 — zoidiogama. 49.
 Emex. 301. 302. 306.
 Empidae. 214.
 Enantiohlataeae. 565*. 569. 570*. 581.
 588. 634. 638*.
 Encephalartos Preissii. 67*. 542*.
 Endotricha. 2.
 Engelhardtia. 210. 211. 212.
 — Brongniartii. 216.

- Engelhardtia decora*. 216.
 — *serrata*. 216.
 — *spicata*. 211. 218*.
Ephedra. 99. 130. 131. 132. 147. 150*.
 151*. 152. 153. 157. 158. 159. 160.
 161. 162. 163. 164. 165. 167. 168.
 169. 170. 171. 172*. 173. 284. 372.
 378. 379. 380. 381. 387. 388. 509.
 525. 549.
 — *altissima*. 157*. 162*. 163*. 166*.
 379*. 380*.
 — *campylopoda*. 156. 156*. 385*.
 — *distachya*. 163.
 — *intermedia*. 163.
 — *monostachya*. 163.
 — *Nehrodensis*. 150.
 — *pachyclada*. 163.
 — *vulgaris*. 149. 163. 163*.
Epimedium. 438*. 439. 449.
 — *alpinum*. 438*.
 — *elatum*. 439*.
 — *rubrum*. 438*.
Equisetaceae. 134.
Equisetineae. 82*.
Equisetum. 11. 60*. 64*.
Eranthis. 452. 463. 466. 469.
 — *hiemalis*. 554*.
Eremophyllum. 266.
Ericaceae. 68. 594.
Ericales. 592. 601. 607.
Eriocephala caltheila. 383.
Eriogoneae. 295. 297. 298. 301. 309.
Eriogonum. 289. 295. 297. 304.
 — *compositum*. 290*.
Eriophorum angustifolium. 568*.
Eschholtzia californica. 554*.
Ettingshausenia. 267.
Euanthophytæ. 552. 626. 627. 633.
 634. 636. 637. 638*.
Euanthostrobilatae. 546.
Eu-anthostrobilatae. 550*.
Eu-Anthostrobileae. 549.
Euberberis. 450.
Eucaltha. 456.
Eucastanea. 241.
Eucommia. 612*.
Eugenia caryophyllata. 607*.
Eugentiana. 1. 2.
Euphorbiaceae. 226. 230. 361. 367.
 368. 385. 400*. 614. 616*. 619.
Euphrasia. 1. 2.
Eupomatia. 419.
Euptelea. 414. 414*. 415*. 612*.
Euryale. 474.
 — *ferox*. 452*.
Eusideroxylon. 424*. 429.
Eusporangiatae. 18. 71. 73. 74. 85*. 86.
Euthallopyta. 17.
Fagaceae. 145. 191. 226. 229. 231*.
 232. 233. 238. 241. 242. 243. 250.
 251. 252. 253. 254. 255. 264. 268.
 286. 291. 357. 361. 362. 368.
Fagales. 97. 99. 133. 134. 141. 147.
 178. 179. 179*. 209. 218. 219. 223.
 224. 228. 229. 230. 231. 232. 234.
 235. 237. 238. 242. 243. 251. 255.
 256. 257. 258. 259. 260. 263. 264.
 265. 266. 284. 288. 291. 292. 293.
 315. 325. 326. 333. 354. 357. 358.
 367. 369. 371. 378. 386. 388. 402.
 410. 505. 580. 558. 565. 586. 613.
 631. 632. 638*.
Fagopyrum. 289. 302. 307. 307*. 308.
 323. 357*.
Fagus. 145. 229. 232. 233. 234. 238.
 241. 252.
 — *Antipoffi*. 238.
 — *attenuata*. 238.
 — *Deucalionis*. 238.
 — *ferruginea*. 238.
 — *orientalis*. 240*.
 — *silvatica*. 238. 251*. 254*. 255*.
Ferulago. 452.
Ficaria. 469. 573. 574. 580.
 — *ranunculoides*. 468*. 561.
Ficonium Solandri. 268.
Ficus. 260. 265. 267. 268. 273. 276.
 290. 404.
 — *asarifolia*. 266.
 — *benghalensis*. 272*.
 — *Carica*. 268. 268*.
 — *crenata*. 266.
 — *diversifolia*. 278*.
 — *pumila*. 259*.
Filicales. 60.
Filicinae. 18.
Filicineae. 82*.
Flacourtiaceae. 194. 400*. 446. 447.
 447*. 448. 614*. 615. 616*.
Forskohlea. 280.
Forskohlieanthemum nudum. 280.
Fouquieriaceae. 591. 599.
Fritillaria. 573.
Fumaria. 479. 480. 483. 484. 487. 499.
 — *capreolata*. 483*.
 — *officinalis*. 483*. 487*.
Fumariaceae. 480.
Fumarioideae. 480. 483. 483*. 484.
 485. 486. 487. 488. 491. 492. 495.
 499. 556.
Funaria hygrometrica. 26*. 63*.
Gagea erubescens. 566*.
Gale. 207. 208. 209.
Gamopetalae. 96.
Gamopetales. 96.
Garryales. 586.
Gentiana. 1. 2.
Geraniaceae. 400*. 615. 616*.
Geranium Wailichianum. 554*.
Gesneriaceae. 603.

- Geum urbanum*. 621*.
Ginkgo. 78. 80. 122. 522.
 — *biloba*. 57. 57*. 78*. 85. 87*. 121.
Ginkgoaceae. 574.
Ginkgoales. 82*. 363. 364. 401*.
Ginkgoinae. 19.
Glaucidium. 441. 442. 443. 445. 449.
 459.
 — *palmatum*. 441*.
Glauctum. 484. 484*. 485.
Gleicheniaceae. 64. 64*.
Giumiflorae. 565*. 568. 569. 570*. 581.
 588. 634. 638*.
Gnetaceae. 147. 152. 153. 155. 158. 159.
 172*. 380. 509. 574.
Gnetales. 118. 149. 151. 152. 155. 156.
 157. 158. 159. 160. 161. 166. 167. 168.
 171. 172. 172*. 173. 174. 193. 284.
 359. 360. 388. 389. 401*. 517. 551.
Gnetinae. 19. 159.
Gnetum. 152. 157. 158. 160. 161. 164.
 168. 169*. 170. 172. 172*. 173. 174.
 509.
Gnetum Gnemon. 155*. 157*.
 — *latifolium*. 152*. 164*. 380*.
Gomortegaceae. 403. 421. 430.
Gomphrena globosa. 328*.
Gramineae. 314. 568*. 569. 577. 580.
 603.
Grevillea. 498.
Gruinales. 400*. 565*. 591. 595. 599.
 615. 616*. 619. 636. 637. 638*.
Guttiales. 400*. 614. 616*.
Guttiferae. 614. 636.
Guttiferales. 565*. 591. 595. 620. 635.
 636.
Guttiferen. 400*. 616*.
Gymnocarpos. 348.
Gymnospermae. 11. 12. 18. 96. 159.
 179*. 360*. 400*. 565*. 616*.
Gynandrae. 565*. 568. 581. 583. 588.
 635. 638*.
Habrosia. 348.
Halocnemum strobilaceum. 335*.
Haloxylon Ammodendron. 334*.
Hamamelidaceae. 222. 224. 267. 400*.
 611. 612*. 616*.
Hamamelidales. 267. 398. 401. 401*.
 402. 417*. 506. 507. 565*. 608. 609.
 610. 611. 612. 612*. 613. 620. 621.
 634. 635. 638*.
Hamamelinen. 400*. 616*.
Hamamells virginiana. 611*.
Haya. 348.
Hedyosmum. 187.
Heliosperma. 347.
 — *quadrifidum*. 347.
Helleboreae. 456. 461. 468.
Helleborus. 455. 458. 462. 466.
 — *niger*. 391. 463*.
Helobiae. 401. 401*. 477. 506. 507. 551.
 562. 565*. 567. 569. 570*. 581. 583.
 586. 587. 625. 626. 627. 633. 634. 638*.
Hemiangiospermae. 543. 545. 546. 581.
Hemiangiospermeae. 550*.
Hernandiaceae. 403. 429. 430. 430*.
 431. 448.
Herniaria. 325*. 358*.
 — *ciliata*. 326*.
 — *glabra*. 348*. 382*.
Hibbertia cuneiformis. 459*. 620*.
 — *glaberrima*. 459*. 620*.
 — *hypericoides*. 459*. 620*.
 — *salicifolia*. 459*. 620*.
 — *stricta*. 459*. 620*.
Holopleura Victoria. 475.
Holosteum. 348.
Houttuynia cordata. 186*. 187*.
Humulus. 274. 279*. 357*.
 — *japonicus*. 274.
 — *Lupulus*. 274. 274*. 279*.
Hydnoraceae. 288.
Hydrastioideae. 440. 441. 442. 450.
Hydrastis. 440. 442. 443. 445. 449. 460.
 — *canadensis*. 443*.
Hydrolea spinosa. 589*.
Hydrophyllum virginicum. 589*.
Hydropterideae. 85*. 86.
Hydropterides. 32.
Hymenophyllaceae. 76.
Hyoscyamus albus. 593*.
Hypecoideae. 480. 484.
Hypecoum. 484. 484*. 485. 486. 487.
 488. 491. 492. 495.
 — *procumbens*. 485*.
Hypericineae. 322.
Hypolepium. 456.
Hysterophyta. 288.
Ichneumonidae. 215.
Ilex aquifolium. 605*.
Illecebrum. 348.
Illicieae. 412. 413. 417*.
Illicifis astrocarpus. 411.
Illicium. 411.
 — *yerum*. 411*.
Iris. 567. 567*.
Isoëtaceae. 33.
Isoëtes. 15. 51. 53. 55. 76.
 — *lacustris*. 34*.
Jeffersonia. 439. 449. 451.
 — *diphylla*. 442*. 451.
Juglandaceae. 209. 210. 212. 213. 214.
 215. 216*. 217. 218. 219. 220. 223.
 224. 225. 226. 227. 229. 230. 232.
 235. 242. 249. 251. 264. 268. 320.
 360. 361. 368. 407.
Juglandales. 97. 99. 133. 134. 141. 178.
 179. 179*. 191. 195. 210. 213. 219.
 222. 223. 224. 227. 231. 242. 243.
 255. 257. 258. 259. 263. 264. 265.

266. 284. 285. 288. 292. 293. 323. 326.
 331. 353. 354. 357. 358. 369. 371.
 388. 389. 402. 410. 505. 565*. 586.
 613. 631. 632. 638*.
Juglandiflorae. 98.
Juglans. 145. 210. 212. 224. 225. 229.
 — *acuminata*. 215.
 — *cinerea*. 211. 215.
 — *Goeperti*. 215.
 — *nigra*. 211. 215.
 — *nux taurinensis*. 215.
 — *quadrangula*. 215.
 — *regia*. 98*. 210. 211. 212*. 213. 215.
 216. 216*. 217*. 218*. 360*. 361.
 — *salinarum*. 216.
 — *tephrodes*. 215.
Juliania. 223. 224. 225. 227. 615. 618.
 — *adstringens*. 223*. 224*.
 — *amplifolia*. 222*. 223*. 224*.
Julaniaceae. 223. 224. 225. 227. 228.
 255. 361.
Julaniales. 223. 227. 228. 331. 586.
 632. 638*.
Juniperus. 74.
Kämpferia ovalifolia. 583*.
Kibessia. 614*.
Kiggelaria africana. 447*.
Knowltonia. 456.
Kochia. 337.
Koenigia. 295. 298. 305.
 — *islandica*. 306*.
Labiatae. 591*. 603.
Lacistemaceae. 180. 188. 190.
Lactoridaceae. 183. 185*. 188. 189.
 194. 403. 414. 416. 417. 425. 430. 431.
Lactoris fernandeziana. 188. 189*.
 415. 416*.
Lagenostoma. 116. 360*. 361. 361*.
Lamium album. 591*.
Laportea. 285.
 — *Gigas*. 267.
Lappa Palladini. 598*.
Lardizabala biternata. 437*.
Lardizabalaceae. 432. 435. 436. 448.
 453. 461. 461*.
Larix europaea. 13*. 69*.
Lastarriacea. 295. 301.
Lauraceae. 68. 403. 420. 421. 422. 423.
 424. 424*. 425. 426. 427. 429. 430*.
 430. 431. 435. 442. 448. 558. 587.
Laurinium. 429.
Laurinoxylon. 429.
Laurus. 426. 429.
 — *assimilis*. 427.
 — *canariensis*. 427.
 — *nobilis*. 424*. 427.
Leguminosae. 502. 503. 505. 603.
 — *Phaseoleae*. 498.
Leitneriales. 281. 506. 586.
Lemnaceae. 291. 568.
- Lentibulariaceae*. 556.
Leontice. 439. 449. 451. 452. 454.
 — *altaica*. 451.
 — *Chrysogonum*. 439*.
 — *thaliectroides*. 439*. 451.
 — *vesicaria*. 451.
Lepidium. 488. 489. 493.
 — *ruderales*. 493.
Lepidodendraceae. 33. 34. 34*. 83*.
 528*.
Lepidodendron Hibbertianus. 529.
 — *Veltheimii*. 34*. 83*. 528*.
 — *Volkmannianum*. 34*. 83*. 528*.
Lepidostrobos. 34*. 83*. 528*.
Leptogonum. 297.
Leptopyrum fumarioides. 466*.
Leptosporangiatæ. 71. 85*.
Lepyrodiclis. 348.
Ligustales. 565*. 599. 637. 638*.
Liliaceae. 603.
Liliiflorae. 558*. 562. 565*. 567. 568.
 569. 570*. 579. 581. 583. 588. 631.
 634. 635. 638*.
Lilium. 573.
 — *Martagon*. 41*. 43*. 57*. 122*. 123*.
Lillia viticulosa. 434.
Limacia. 434.
Limeum. 328*.
Limnanthaceae. 452. 607.
Limnanthes Douglasii. 452.
Linaria. 602*.
Lindera. 426. 428. 429.
 — *latifolia*. 427.
Linum usitatissimum. 606*.
Liquidambar. 609*.
 — *orientale*. 609*.
 — *styraciflum*. 609*.
 — — *var. macrophyllum*. 609*.
 — — *var. mexicanum*. 609*.
Liriodendron. 408. 409. 410. 515.
 — *Maakii*. 409.
 — *primaevum*. 409.
 — *Procaccinii*. 409.
 — *sinense*. 408*.
 — *tilipifera*. 409. 409*.
Litsea. 425. 426. 429.
Loasaceae. 607.
Lobelia fulgens. 594*.
Lochia. 348.
Lunaria annua. 491*.
Lupinus Douglasii. 554*.
Lychnis. 318. 319. 327. 346. 347.
 — *Flos-Cuculi*. 110*. 315*. 316.
 — *viscaria*. 347. 382*.
Lycopodiaceae. 82*.
Lycopodium clavatum. 61*. 64*. 71*.
 119*.
Lyginodendron. 116.
 — *Gldhamium*. 7*. 8*. 86*. 116*. 361.
 361*.

- Lythraceae. 400*. 616*.
 Lythrum salicaria. 622*.
 Macclintockia. 267. 435.
 Macrozamia. 574.
 Maerueae. 497.
 Magnoliaceae. 112*. 185*. 189. 194.
 219. 221. 222. 224. 327. 400*. 403.
 411. 413. 414. 415. 416. 417. 417*.
 419. 420. 421. 425. 429. 430. 430*.
 431. 448. 454. 458. 460. 461. 461*.
 471. 507. 522. 536. 537. 558. 587.
 609. 611. 612*. 616*. 618.
 Magnolieae. 412. 413. 417*.
 Magnolia grandiflora. 406*. 407.
 — Kobus. 404*.
 — Precia. 112*. 220*. 394*. 405*. 406*.
 523*. 535*.
 Mahonia. 450.
 Malvales. 267.
 Marattia. 519.
 Marattiaceae. 64. 519.
 Marchantia polymorpha. 25*. 47*.
 Marsilea. 33. 76.
 — quadrifolia. 16*. 33*.
 Marsileaceae. 15. 33. 70.
 Megacarpaea. 493.
 — polyandra. 493*.
 Megarrhiza californica. 452.
 Melandrynm. 347.
 — apetalum. 347.
 — magellanicum. 347.
 Menispermaceae. 400*. 432. 433. 434.
 434*. 435. 436. 448. 453. 461. 461*.
 616*.
 Menispermities. 434.
 Menispermum. 433. 434.
 — canadense. 434.
 — dahuricum. 434.
 — diversifolium. 434.
 Mentha aquatica. 73*.
 Menyanthes trifoliata. 73*.
 Mesembryanthemum. 327. 339. 340.
 — densum. 340*.
 — truncatellum. 341*.
 — violaceum. 328*.
 Mespilus coccinea. 606*.
 — germanica. 606*.
 — monogyna. 606*.
 Metachlamydeae. 97. 585. 589. 626.
 Microphytes. 349.
 Microtea. 328*. 333*.
 Mirabilis viscosa. 338*.
 Mniarum. 349.
 Monandrae. 569. 570*.
 Monimiaceae. 403. 422. 422*. 423. 424.
 430. 430*.
 Monimiopsis. 422.
 Monochlamydeae. 95. 96. 97. 99. 195.
 213. 220. 264. 283. 284. 285. 286.
 288. 291. 308. 309. 313. 319. 322.
 351. 352. 353. 357. 360. 362. 363.
 367. 368. 369. 370. 371. 372. 377.
 378. 379. 380. 381. 383. 384. 385.
 386. 387. 388. 389. 390. 391. 392.
 393. 394. 394*. 395. 396. 397. 398.
 399. 401. 401*. 402. 416. 454. 455.
 477. 504. 505. 506. 507. 508. 509.
 510. 525. 526. 531. 535. 544. 549.
 551. 558. 560. 561. 565*. 568. 580.
 581. 583. 585. 586. 587. 590. 592.
 595. 612. 613. 616. 618. 619. 625.
 626. 631. 632. 633. 635. 636. 638*.
 Monocotyledoneae. 452. 453. 553. 608.
 624.
 Monocotyledones. 401*. 550*. 553. 565*.
 569.
 Monocotylen. 400*. 616*.
 Monopetalae. 589.
 Monosporangiateae. 550*.
 Montia. 342*.
 — fontana. 342*. 343*.
 Moraceae. 259*. 261. 263. 264. 265.
 266. 267. 273. 274. 276. 277. 280.
 290. 361.
 Moreae. 276.
 Morella. 207.
 Moringa. 501.
 — oleifera. 502*.
 Moringaceae. 479. 501. 502. 503. 503*.
 504.
 Moroideae. 274. 275.
 Morus. 277.
 — alba. 277*.
 — nigra. 277.
 Muehlenbeckia. 298. 299. 300. 306.
 — platyclada. 299. 299*.
 Musa. 573.
 — ornata. 573*.
 — sapientum. 572*.
 Muscineae. 11.
 Myosurus. 395*. 463. 468*.
 Myrica. 206. 207. 208. 209. 243.
 — asplenifolia. 207. 208. 208*. 243.
 — Gale. 205. 206. 206*. 207. 207*. 208.
 208*. 209. 355*. 360*. 361.
 Myricaceae. 141. 147. 191. 206. 208.
 209. 210. 213. 214. 217. 218. 220.
 225. 230. 232. 264. 360.
 Myricales. 97. 99. 133. 147. 178. 179.
 179*. 195. 209. 210. 213. 219. 227.
 242. 243. 255. 257. 258. 264. 265.
 284. 285. 288. 292. 353. 354. 356.
 358. 361. 369. 371. 388. 389. 402.
 410. 505. 565*. 586. 613. 631. 632.
 638*.
 Myriceae. 224.
 Myristica. 419. 420.
 — fragrans. 420*.
 Myristicaceae. 403. 419. 420. 425. 430.
 430*. 431. 435.

- Myrsinaceae. 400*. 592. 616*.
 Myrtaceae. 614*.
 Myrtales. 565*. 635. 638*.
 Myrtiflorae. 448. 505. 613. 620.
 Myrtinen. 400*. 616*.
 Myxophyta. 17.
 Nandina. 439. 449. 453.
 Nandina domestica. 439*.
 Naravelia. 458.
 Nasturtium. 489.
 Nasturtium palustre. 494.
 Nelumbo. 471. 473.
 — Buchii. 473.
 — lutea. 471*. 473.
 — nucifera. 472*. 473. 473*. 474*.
 Nelumbonoideae. 472.
 Nemestrinidae. 215.
 Nepenthaceae. 400*. 616*.
 Nepenthales. 400*. 401. 402. 506. 507.
 569. 570*. 586. 587. 608. 616*. 633.
 638*.
 Nicandra physaloides. 593*.
 Nigella. 454. 455. 462. 466. 469.
 — arvensis. 469*.
 — damascena. 466*. 469*. 470.
 Nothofagus. 233. 234. 242.
 Nuculiferae. 596.
 Nuphar. 473*. 475.
 Nyctaginaceae. 329. 339. 343. 344.
 350*. 556.
 Nymenoptera. 215.
 Nymphaea. 451. 452*. 471. 473*. 475.
 — alba. 392*. 393. 471. 471*.
 Nymphaeaceae. 109*. 219. 432. 451.
 452*. 453. 461. 461*. 470. 470*. 471.
 472. 475. 476. 536. 537. 556. 558.
 560. 562. 573. 574. 580.
 Nymphaeites. 476.
 Nymphaeoidae. 471. 473.
 Ochnaceae. 400*. 614. 616*.
 Ocotea. 425. 426. 427. 429.
 — foetens. 427.
 Oleaceae. 599.
 Oogoniatae. 20.
 Ophioglossaceae. 15. 30.
 Ophioglossum. 69.
 — vulgatum. 15*. 31*. 68*.
 Opuntia. 328*.
 Opuntiales. 330. 342. 350.
 Orchidaceae. 68. 556. 569. 603.
 Orchideae. 583.
 Orchis. 567*.
 Oreomunnea. 210. 212.
 Ortegia. 348.
 Orthopterigium. 223.
 Orthorrhapha. 214.
 Osmunda. 30. 30*.
 — regalis. 29*.
 Ostrya. 233. 238.
 — virginica. 237.
 Ostryopsis. 233. 234. 238.
 Otozamifes. 511.
 Oxalidaceae. 615.
 Oxalis acetosella. 615*.
 — gracilis. 615*.
 Oxygonum. 295. 302.
 Oxygraphis. 456.
 Oxyria. 295. 298. 301. 306.
 Oxytheca. 295. 301.
 Paeonia. 394. 443. 445. 449. 454. 460.
 — Moutan. 454.
 — officinalis. 444*.
 — papaveracea. 454.
 Paeoniaceae. 445. 460.
 Paeonieae. 443. 445. 450. 459. 460.
 461. 462.
 Palaeontinidae. 214.
 Palmaceae. 291. 536.
 Palmae. 568. 603.
 Pandanaceae. 291. 568.
 Pandanales. 530. 581.
 Papaver. 452. 480. 482.
 — Rheas. 482*.
 Papaveraceae. 443. 445. 448. 452. 469.
 472. 479. 480. 481. 482. 483. 484*.
 487. 488. 493. 494. 495. 498. 499.
 500. 503. 503*. 504. 556. 587.
 Papaveroideae. 479*. 480. 482. 483.
 484. 487. 491.
 Papilionaceae. 502. 607.
 Parietales. 403. 421. 432. 446. 447.
 448. 459. 472. 477. 478. 479. 500.
 503. 505. 565*. 591. 599. 614. 619.
 620*. 634. 635. 637. 638*.
 Parietaria debilis. 271.
 Paris. 562.
 — incompleta. 381*.
 — quadrifolia. 562*.
 Paronychia. 325*. 326*. 328*. 345*.
 358*.
 Paronichiaceae. 325.
 Paronichieae. 345. 349.
 Paropsia reticulata. 447*.
 Parrotia persica. 611*.
 Pasania. 233. 234. 235. 241. 251. 252.
 254.
 Pasania fenestrata. 254*.
 Pedicellaria. 497.
 — pentaphylla. 500*.
 Pentacaena. 349.
 Pentacycliae. 592. 593. 594. 606. 619.
 620. 627. 634. 638*.
 — pentameriae. 627. 633. 634. 636.
 — trimerae. 627. 634.
 Pentameri. 627. 635. 638*.
 Peperomia. 181. 181*. 185. 190. 265.
 556. 575. 576*. 577. 579. 580.
 — magnoliaefolia. 184*.
 — parvifolia. 575. 576*.
 — pellucida. 183*. 184*. 575. 576*.

- Peperomia peruviana*. 575. 576*.
 Peponiferae. 614.
 Peponiferen. 400*. 616*.
 Persea. 427. 428. 429.
 Personatae. 596.
 Petrocoptis. 347.
 Petunia nyctaginiflora. 593*.
 Phaeophyta. 17.
 Phascum cuspidatum. 25*.
 Phoebe. 427.
 Phoenix canariensis. 555*.
 Phyllocladus glaucus. 543*.
 Phytolacca decandra. 328*. 332*.
 333*.
 — dioica. 328*.
 Phytolaccaceae. 324. 325. 327. 328*.
 329. 331. 333. 333*. 337. 339. 342.
 343. 344. 345. 350. 350*. 500.
 Phytolaccineae. 331.
 Picea excelsa. 48*. 53*. 56*. 120*.
 361*.
 Pilea. 265. 280.
 Pilularia. 33.
 Pinoideae. 14.
 Pinus. 14.
 — silvestris. 69*. 356*.
 Piper. 181. 185. 190. 265.
 — longum. 181*.
 — nigrum. 108*. 180*. 182. 182*.
 183*. 184*. 185. 355*.
 Piperaceae. 179. 180. 181. 182. 183.
 184. 185. 185*. 186. 187. 188. 190.
 192. 193. 220. 225. 285. 286. 291.
 362. 374. 400*. 453. 556. 575. 616*.
 626.
 Piperales. 97. 175. 178. 179. 179*.
 180. 184. 185. 185*. 186. 188. 189.
 191. 192. 194. 195. 209. 228. 255.
 258. 264. 265. 284. 285. 288. 291.
 292. 293. 352. 353. 354. 356. 358.
 371. 374. 388. 401. 401*. 402. 417.
 477. 506. 530. 558. 560. 562. 565*.
 568. 570*. 581. 583. 586. 608. 626.
 631. 638*.
 Piperinen. 185*. 400*. 616*.
 Piricidae. 215.
 Pirolaceae. 556.
 Pirus communis. 606*.
 — domestica. 606*.
 — Malus. 621*.
 Pistacia. 224. 225. 227.
 Pittosporaceae. 400*. 498. 591. 616*.
 Plantaginaceae. 602.
 Plantaginales. 603.
 Plantago amplexicaulis. 554*.
 — major. 601*.
 Platanaceae. 611.
 Platanus. 612.
 — occidentalis. 610*.
 — orientalis. 611*.
 Platycarya. 210. 212.
 — strobilacea. 212. 216*.
 Platystemon. 480. 481. 482.
 — californicus. 481*.
 Pleisiocapparis prisca. 496. 497.
 Plumbaginaceae. 592.
 Plumbaginales. 350. 565*. 591. 594.
 601. 607. 633. 635. 638*.
 Podocarpeae. 14.
 Podophylloideae. 439. 441. 450.
 Podophyllum. 439. 442. 443. 451. 452.
 571.
 — peltatum. 440. 440*. 442. 449. 451.
 452. 453*. 560. 571*.
 Podopterus. 300.
 Polanisia. 497.
 — graveolens. 498*.
 Polyalthia. 419.
 Polycarpiae. 388.
 Polycarpicae. 100. 101. 102. 184. 185.
 189. 219. 220. 222. 288. 327. 361.
 363. 369. 382. 386. 389. 390. 391.
 392. 393. 394. 395. 395*. 396. 397.
 398. 399. 401. 401*. 402. 403. 416.
 435. 438. 441. 447. 448. 454. 458.
 459. 476*. 477. 479. 504. 505. 506.
 507. 508. 509. 510. 515. 524. 526.
 531. 535. 536*. 551. 558. 560. 561.
 562. 565*. 567. 568. 581. 583. 585.
 586. 587. 590. 608. 609. 611. 612.
 619. 620. 621. 625. 626. 627. 633.
 634. 635. 637. 638*.
 Polycarpon. 348.
 Polygalaceae. 400*. 607. 614. 616*.
 Polygalinae. 614.
 Polygalinen. 400*. 616*.
 Polygonaceae. 183. 288. 289. 290. 291.
 293. 295. 297. 298. 301. 304. 305.
 307. 307*. 308. 309. 310. 322. 339.
 357. 357*. 380. 452. 453.
 Polygonales. 179. 179*. 286. 287. 288.
 289. 291. 292. 310. 311. 313. 322.
 324. 326. 329. 352. 353. 354. 357.
 358. 369. 371. 386. 477. 507. 558.
 562. 565*. 586. 631. 632. 638*.
 Polygonatum. 452.
 Polygoneae. 302.
 Polygonella. 294. 302.
 Polygoninae. 311. 339.
 Polygoniflorae. 179. 183. 191.
 Polygonoideae. 289. 293. 294. 295. 302.
 309.
 Polygonum. 289. 290. 294. 295. 302.
 304. 306.
 — amphibium. 307*. 357*.
 — Bistorta. 309. 452.
 — confusum. 291*.
 — Fagopyrum. 303*.
 — lapathifolium. 307. 307*. 357*.
 — viviparum. 452.

- Pomoideae. 606*.
 Populus. 145. 191. 192. 197. 198. 199.
 200. 201. 202. 203. 204. 229. 320. 354.
 — alba. 201.
 — euphratica. 201.
 — mutabilis. 201.
 — nigra. 199. 199*. 355*.
 — tremula. 198*. 199*. 201. 201*. 384*.
 Portulacaceae. 324. 327. 328*. 329.
 331. 342. 342*. 343. 343*. 344. 349.
 350*.
 Portulaca grandiflora. 328*.
 — oleracea. 328*. 343*.
 Portulacineae. 331.
 Potamogeton. 558.
 — natans. 560*.
 Potentilla palustris. 621*.
 Pouzolzia. 265.
 Prangos. 452.
 Primofilices. 84. 85*. 86.
 Primula acaulis. 593*.
 — elatior. 593*.
 Primulaceae. 452. 556. 592. 602.
 Primulales. 565*. 591. 593. 594. 595.
 601. 607. 620. 635. 638*.
 Primulinae. 594. 627.
 Primulinen. 400*. 616*.
 Principes. 581.
 Pringlea. 493.
 Proangiospermae. 570*.
 Pro-Anthostrobilatae. 550*.
 Pro-Anthostrobileae. 549.
 Prockia crucis. 447*.
 Procruciferae. 489.
 Proranales. 458. 461. 461*. 570*.
 Proteaceae. 208. 287*. 498.
 Proteales. 287. 288. 386. 401*. 506.
 565*. 586. 626. 631. 632. 638*.
 Proterogenen. 221. 222. 399. 400*. 608.
 611. 616*. 625.
 Proterogenes. 569.
 Protoanthophytæ. 148. 503. 552. 626.
 627. 631. 634. 635. 638*.
 Protococcus. 266.
 Protophytum. 267.
 Pseudanemone. 458.
 Psychrophila. 456.
 Psyllanthus. 348.
 Pteranthus. 348.
 Pteridium. 30*.
 Pteridophytum. 484.
 Pteridophyta. 11. 12. 18.
 — eridospermae. 70. 360.
 Pteridospermae. 82*. 550*.
 Pterocarya. 209. 210. 211. 212. 216.
 — caucasica. 211. 211*. 216.
 — fraxinifolia. 216. 216*.
 Pteropyrum. 302. 303.
 Pterostegia. 297. 298. 304. 305. 306.
 307*. 357*.
 Pterostegia drymarioides. 305*.
 Pulsatilloides. 456.
 Pycnophyllum. 349.
 Pyramidocarpus Blackii. 614*.
 Querciflorae. 98. 243.
 Quercineae. 147. 224.
 Quercus. 145. 229. 233. 234. 235. 241.
 251. 252. 254.
 — Drymeia. 235.
 — Ilex. 236.
 — Lonchitis. 235.
 — longistaminea. 236.
 — mediterranea. 236.
 — pedunculata. 253*.
 — Robur. 255*. 256*.
 Queria. 348.
 Rafflesiaceae. 288.
 Ranales. 100. 101. 184. 189. 193. 194.
 219. 220. 327. 399. 400*. 401. 402.
 424. 425. 432. 447. 448. 453. 459.
 461. 461*. 470. 476*. 477. 478. 479.
 504. 505. 506. 536*. 545. 550*. 556.
 562. 568. 569. 570*. 581. 583. 586.
 608. 616*. 633. 634. 635. 638*.
 Ranunculaceae. 145. 219. 327. 432.
 442. 443. 445. 448. 452. 453. 454.
 455. 456. 458. 459. 460. 461. 461*.
 462. 463. 464. 466. 466*. 468. 469.
 470. 471. 472. 479*. 481. 482. 499.
 536. 556. 558. 560. 587*.
 Ranunculastrum. 455.
 Ranunculus. 395*. 452. 455. 456. 458.
 463. 465. 466. 468*. 469.
 — acer. 463*. 466*.
 — emendatus. 458.
 — platanifolius. 466*.
 — sceleratus. 105*. 394*. 465*. 535*.
 Raphiolepis indica. 606*.
 Ravensara. 428.
 Reseda. 533.
 — lutea. 501*. 533*.
 — odorata. 501*.
 Resedaceae. 479. 499. 500. 501. 502.
 503. 503*. 504.
 Rhamnaceae. 400*. 616*.
 Rhamnales. 400*. 565*. 613. 616*.
 619. 636. 637. 638*.
 Rheum. 289. 295. 301. 306. 307*.
 310. 357*.
 — compactum. 296. 298.
 — moorcroftianum. 452.
 — officinale. 296*.
 Rhexia virginica. 614*.
 Rhododendron. 594.
 Rhodophyta. 17.
 Rhoadales. 401. 402. 443. 448. 469.
 470. 472. 477. 478. 479. 480. 500.
 501. 502. 503. 503*. 504. 505. 506.
 565*. 586. 608. 619. 634. 635. 638*.
 Rhoeadinæ. 570*.

- Rhoeadinen. 400*. 616*.
 Rhytidocaryon. 434.
 Ribes rubrum. 74*.
 Robur. 235.
 Rodgersia tabularis. 221*. 608*.
 Romneya. 482.
 Rosa canina. 621*.
 Rosaceae. 145. 368.
 Rosales. 400*. 477. 502. 505. 565*.
 591. 599. 610. 611. 612. 613. 616*.
 620. 621. 634. 635. 636. 637. 638*.
 Roydsioideae. 497.
 Rubia tinctorum. 594*.
 Rubiaceae. 145. 400*. 603. 616*.
 Rubiales. 565*. 596. 599. 603. 619.
 629. 637. 638*.
 Rumex. 289. 295. 297. 298. 301. 304.
 306. 307*. 310. 357*.
 — acetosa. 289*. 292*.
 — scutatus. 309*.
 Rumiceae. 301.
 Rumicoideae. 289. 293. 295. 297. 298.
 301. 302.
 Ruprechtia. 297.
 Ruscus aculeatus. 178*.
 Ruta graveolens. 613.
 Rutaceae. 224. 400*. 613. 616*.
 Sagina. 325*. 348. 358*.
 Sagittaria. 577.
 — variabilis. 577*.
 Salicaceae. 191. 192. 193. 194. 195.
 196. 197. 198. 199. 200. 203. 204.
 213. 214. 220. 225. 226. 230. 232.
 285. 320. 368. 383. 400*. 530. 615.
 616*. 626.
 Salicales. 97. 133. 178. 179. 179*.
 191. 192. 194. 195. 209. 213. 255.
 284. 288. 292. 293. 352. 353. 354.
 356. 358. 369. 371. 388. 401*. 565*.
 586. 626. 631. 638*.
 Saliciflorae. 98.
 Salicornia herbacea. 335*.
 Salicornieae. 335. 336. 337.
 Salix. 145. 191. 192. 196. 197. 198.
 199. 200. 202. 203. 204. 229. 286.
 295. 320. 354.
 — babylonica. 196.
 — Caprea. 196. 196*. 197. 197*.
 198. 199*. 203. 204. 384*. 385*.
 — fragilis. 196.
 — herbacea. 200.
 — incana. 203.
 — pentandra. 194*. 198. 385*.
 — polaris. 200.
 — purpurea. 196.
 — reticulata. 200.
 — triandra. 197*. 198. 385*.
 Salpiglossis sinuata. 593*.
 Salsola. 337.
 — Soda. 113*. 379*.
 Salvinia. 36. 47. 56*. 76.
 Salviniaceae. 33.
 Salvinia natans. 32*. 33. 36*. 37*.
 44*. 48*. 52*.
 Sanguinaria. 479.
 Sanguinaria canadensis. 479*.
 Santalaceae. 230. 367. 368.
 Santalales. 287. 288. 401*. 506. 565*.
 586. 626. 632. 638*.
 Sapindaceae. 400*. 616*.
 Sarcocapnos. 487.
 Sarraceniales. 399. 507.
 Sassafras. 426. 428. 429.
 — Ferretianum. 427.
 Saurauia polyantha. 459*. 620*.
 Saururaceae. 180. 186. 186*. 187. 187*.
 188. 190. 192.
 Saururus. 187.
 — cernuus. 186*. 187*.
 — Loureirii. 186*.
 Saxifraga. 1. 609*.
 — granulata. 609*.
 — sarmentosa. 609*.
 Saxifragaceae. 221. 221*. 222. 224.
 400*. 604. 607. 610. 611. 613. 614.
 616*. 618.
 Saxifragenae. 221. 399. 400*. 610.
 616*. 618. 625. 626.
 Schizandra coccinea. 112*. 398. 398*.
 411*.
 Schizandreae. 412. 413. 417*.
 Schizanthus retusus. 593*.
 Schizophyta. 17.
 Scirpus silvaticus. 568*.
 Scitamineae. 565*. 568. 569. 570*.
 581. 583. 583*. 588. 635. 638*.
 Scleranthus. 349.
 — annuus. 328*. 349*.
 — biflorus. 326*.
 Sclerocephalus. 348.
 Scrophularia nodosa. 590*.
 Scrophulariaceae. 602. 602*. 603.
 Selaginella. 10*. 15. 31*. 33. 36. 37.
 39. 39*. 51. 53. 55. 56*. 61. 61*.
 73. 76. 118. 122.
 — cuspidata. 51*.
 — inaequalifolia. 71*. 72*. 119*. 142*.
 — stolonifera. 51*.
 Selaginellaceae. 33.
 Senecioidea. 493.
 Sesuvium pentandrum. 328*.
 Sigillariaceae. 33.
 Silene. 318. 320. 327. 345. 347.
 — linicola. 347.
 — nutans. 110*. 113*. 315*. 317*.
 — venosa. 314*. 317.
 Sileneae. 349.
 Silenoideae. 346. 347. 348. 349.
 Sinapis. 489.
 Siparuna mollicoma. 422*.

- Siparuna mollis. 422*.
 — muricata. 422*.
 — Sumichrastii. 422*.
 Sisymbrium. 489.
 Smyrnum. 452.
 Sodeae. 336.
 Solanaceae. 593*. 603.
 Solanum. 68.
 Spadiciflorae. 185. 285. 291. 401*.
 402. 417. 477. 506. 551. 565*. 568.
 570*. 581. 583. 586. 625. 626. 627.
 631. 638*.
 Sparganiaceae. 291. 568.
 Spathiflorae. 581.
 Spergula. 348.
 Sphaerocoma. 348.
 Sphenophyllaceae. 34. 35*. 88*.
 Sphenophyllales. 82*. 83.
 Sphenophyllum cuneifolium. 35*. 88*.
 — plurifoliatum. 35*. 88*.
 Spiraea decumbens. 621*.
 Spirolobeae. 336.
 Stangeria. 116.
 Stanhopea oculata. 93*.
 Stegnosperma balimifolium 328*.
 Stellaria. 325*. 327. 348. 358*.
 — media. 348*. 382*.
 Stepbania. 434.
 Stephanospermum. 158.
 Sterculiaceae. 267. 400*. 614. 616*.
 Stibellia. 497.
 Styraceae. 400*. 592. 616*.
 Styracenen. 400*. 616*.
 Suaedeae. 336.
 Symbryon. 181.
 Symmeria. 297. 300. 301.
 Sympetalae. 97. 98. 99. 114. 565*.
 585. 588. 589. 591. 592. 594. 597.
 598. 599. 600. 601. 602. 603. 604.
 605. 626.
 — pentacyclicae. 598. 601. 602. 607.
 611. 627.
 — tetracyclicae. 599. 601. 611.
 Symphytum officinale. 71*. 119*.
 Synandrae. 563*. 599. 619. 635. 637.
 638*.
 Tamaricaceae. 194.
 Taxaceae. 159. 171. 574.
 Taxae. 14.
 Taxineae. 55.
 Taxodineae. 574.
 Taxus. 66. 69. 364*. 365.
 — baccata. 66*. 69*. 159*.
 Telephium. 348.
 Terebinthaceae. 148. 219. 223. 224.
 225. 227. 400*. 613. 616*.
 Terebinthaceen. 224.
 Terebinthales. 223. 565*. 613. 619.
 636. 637. 638*.
 Terebinthin. 400*. 616*.
 Ternstroemiaceae. 194. 400*. 614. 616*.
 618.
 Tetracentreae. 417.
 Tetracentron. 412*. 413. 415. 612*.
 Tetracera assa. 459*. 620*.
 — lasiocarpa. 459*. 620*.
 — volubilis. 459*. 620*.
 Tetracyclicae. 592. 595. 596. 597. 599.
 603. 605. 606. 619. 620. 627. 635.
 636. 638*.
 Tetradenia zeylanica. 424*.
 Tetragonae. 132.
 Tetrapoma barbareaefolium. 494.
 Tetrasepaleae. 475.
 Thalamiflorae. 95. 96. 322.
 Thalictrum. 452. 456. 464. 469.
 — minus. 455.
 Thallophtya. 11. 17.
 Theigenen. 618.
 Thora. 456.
 Thuja. 74. 126.
 Thurya. 348.
 Thymelaeineae. 448*.
 Tibouchina. 614*.
 Tipulidae. 214.
 Tlssa. 348.
 Tovaria. 500.
 Tovariaceae. 479. 500. 503. 503*. 504.
 Trautvetteria. 456.
 Trema. 265.
 Trianthera. 426. 429.
 — eusideroxyloides. 428*.
 Tricoccae. 386. 565*. 619. 635. 636. 638*.
 Trimeri. 627. 633. 638*.
 Triplariidae. 297. 300.
 Triplaris. 297.
 Triticum. 568*.
 — vulgare. 555*.
 Trochodendraceae. 403. 414. 415. 416.
 417*. 430. 430*. 509. 612*.
 Trochodendron. 413. 414. 612*.
 — aralioides. 413.
 Trollius. 461. 465.
 — europaeus. 460*. 466*. 558.
 Tropaeolaceae. 607.
 Tropaeolum majus. 607*.
 Tubiflorae. 565*. 596. 599. 603. 620.
 635. 637. 638*.
 Tubifloren. 400*. 616*.
 Tumboa Bainesii. 153.
 Typha. 573.
 Typhaceae. 291. 568.
 Uebelinia. 347.
 Ulmaceae. 141. 230. 263. 264. 265.
 267. 268. 269. 270. 274. 275. 320.
 367. 368. 369. 383.
 Ulmus. 263. 269. 364*. 366. 367.
 — campestris. 269. 269*. 276*.
 — effusa. 276*.
 — laevis. 263*. 367*.

- Ulmus montana*. 269.
Umbelliferae. 400*. 452. 556. 603. 616*.
Umbelliflorae. 288. 565*. 599. 601. 603.
 604. 611. 619. 627. 629. 636. 637.
 638*.
Umbellifloren. 400*. 616*.
Umbellularia. 428.
Unona. 418.
Urtica. 261. 265.
 — *atrovirens*. 279*.
 — *australis*. 271.
 — *dioica*. 271. 280*. 378*.
 — *Dodartii*. 279*.
 — *hyperborea*. 271.
 — *urens*. 260*. 271. 271*.
Urticaceae. 148. 224. 230. 260*. 261.
 263. 264. 265. 266. 267. 270. 271.
 272. 273. 274. 277. 278. 279*. 280.
 280*. 288. 292. 311. 322. 368. 378*.
 385. 435.
Urticales. 178. 179. 179*. 258. 259.
 260. 263. 264. 265. 266. 267. 268.
 269. 274. 275. 281. 284. 285. 288.
 290. 291. 292. 293. 310. 311. 313.
 324. 325. 326. 329. 332. 333. 345.
 350. 352. 353. 354. 357. 358. 367.
 369. 371. 374. 378. 386. 398. 402.
 505. 565*. 586. 612. 619. 621. 632.
 633. 634. 635. 636. 638*.
Urticiflorae. 98. 99. 128. 179.
Uvaria. 418.
Vaccaria segetalis. 347.
Vaccinium Vitis idaea. 592*.
Valeriana officinalis. 595*.
Valerianaceae. 297. 400*. 595*. 616*.
Velezia. 346.
Vella. 492.
Verbascum. 602*.
Veronica. 602. 602*.
Verticillatae. 97. 147. 178. 179*. 191.
 209. 229. 255. 263. 284. 352. 353.
 354. 357. 367. 371. 388. 565*. 586.
 626. 631. 638*.
Vicia atropurpurea. 554*.
Victoria regia. 101*. 475. 476*. 536*.
Viola. 607*.
Violaceae. 607.
Violariaceae. 322.
Viscaria. 318. 319. 346. 347. 474.
 — *viscosa*. 314*. 316. 317. 318. 347.
 — *vulgaris*. 328*.
Viscum album. 176*.
Vitalbae. 458.
Welwitschia. 156. 156*. 157. 158. 159.
 160*. 161. 161*. 164. 165*. 166. 170.
 171. 172. 172*. 173. 174. 359*. 376*.
 509.
 — *mirabilis*. 153. 153*. 154. 154*.
 155*. 161*. 165*. 166*. 170*. 171*.
 359*.
Wightianae. 458.
Williamsonia. 526.
 — *gigas*. 90*. 512. 512*. 546*.
Xanthorrhiza. 463. 464.
 — *apiifolia*. 464*. 465*.
Xylophia. 419.
Yucca. 573.
Zamia. 69. 90*. 121. 512. 546*.
 — *gigas*. 511.
 — *integrifolia*. 65*. 67*. 520*. 542*.
 — *muricata*. 377*.
Zamites. 511.
Zelkova. 270.
 — *crenata*. 270.
 — *Ungeri*. 270.
Zea. 573.
 — *Mays*. 177*. 555*.
Zingiber officinale. 582*.
Zippelia. 181.
Zygophyta. 17.

Черезъ Ботаническій Садъ Императорскаго Юрьевскаго Университета

можно выписывать слѣдующія изданія :

Труды Ботаническаго Сада Императорскаго Юрьевскаго Университета. Подъ редакціей Директора Сада проф. **Н. И. Кузнецова.** Выходятъ 4 раза въ годъ отдѣльными книжками. Цѣль изданія — способствовать изученію флоры Россіи. Подписная цѣна въ годъ 3 руб., для гг. студентовъ цѣна въ годъ 2 руб. Подписка черезъ книжные магазины 3 руб. 50 коп. Стоимость прежнихъ томовъ 3 руб. 50 коп. за томъ. Открыта подписка на XV томъ 1914 года.

Н. И. Кузнецовъ, Н. А. Бушъ, А. В. Фоминъ. *Flora caucasica critica.* Выходитъ выпусками въ 5 печатн. листовъ. Цѣна выпуска 50 коп., съ пересылкой 65 коп. за выпускъ. Въ годъ выходитъ до 4 выпусковъ. Всего нынѣ вышло изъ печати 40 вып.

Н. И. Кузнецовъ. Въ дебряхъ Дагестана. Съ картой Дагестана и 38-ю рисунками. Цѣна 3 руб.

Н. И. Кузнецовъ. Нагорный Дагестанъ и значеніе его въ исторіи развитія флоры Кавказа. Съ 4-мя картами. Цѣна 50 коп.

Н. И. Кузнецовъ. Принципы дѣленія Кавказа на ботанико-географическія провинціи. Съ 2-мя картами. Цѣна 1 руб. 85 коп.

Н. J. Kusnezow. Subgenus *Eugentiana* Kusnez. generis *Gentiana* Tournef. Цѣна 3 руб.

Н. П. Поповъ. Тетрадь для практическихъ занятій по опредѣленію цвѣтковыхъ растений. Изданіе 3-ье. Цѣна 5 коп. Стоимость 100 экзмп. — 4 руб. 50 коп.

А. И. Мальцевъ. Шесть естественно-историческихъ экскурсій въ окрестностяхъ г. Юрьева. Пособіе для ученическихъ и студенческихъ экскурсій. Съ 7-ю рисунками въ текстѣ. Цѣна 15 коп.